

**MORPHOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUM AUSTRIEBS - UND VERZWEIGUNGSVERHALTEN
JUNGER FICHTEN (PICEA ABIES (L .) KARST .)
UND LÄRCHEN (LARIX DECIDUA (MILL .))**

HARALD SCHILL

1988

Disbui. München

1988





Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Morphologische und ökologische Untersuchungen
zum Austriebs- und Verzweigungsverhalten
junger Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) und
Lärchen (*Larix decidua* (Mill.))**

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München**

**vorgelegt von
Harald Schill**

1988

1. Berichterstatter : Prof. Dr. P. Schütt
 2. Berichterstatter : Prof. Dr. A.v. Schönborn
- Tag der mündl. Prüfung : 13.07.1988

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	1
1.1. Fragestellung und Untersuchungsschwerpunkte	2
1.2. Kenntnisstand, Literaturübersicht und Definitionen	3
2. Material und Methoden	7
2.1. Beschreibung der Untersuchungsorte	7
2.2. Morphologische Untersuchungen	10
2.2.1. Auswahl der Probebäume	10
2.2.2. Verwendete Termini und Signaturen	11
2.2.3. Ermittlung morphologischer Kennwerte	14
2.3. Wachstumskundliche Untersuchungen	16
2.4. Experimentelle Untersuchungen	16
2.4.1. Düngeversuche	16
2.4.1.1. Topfdüngung	17
2.4.1.2. Bestandsdüngung	17
2.4.2. Gaschromatographie	20
2.4.3. Nährelementanalysen	20
2.5. Statistische Auswertung	21
3. Ergebnisse	22
3.1. Morphologische Kennzeichen der Austriebs- und Verzweigungsformen	22
3.1.1. Vorzeitiger Austrieb	22
3.1.1.1. Fichte	22
3.1.1.2. Lärche	26
3.1.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	30
3.1.2. Regulärer Austrieb	30
3.1.2.1. Fichte	30
3.1.2.2. Lärche	31
3.1.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	33

3.1.3. Nachzeitiger Austrieb	33
3.1.3.1. Fichte	33
3.1.3.2. Lärche	35
3.1.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	36
3.2. Verteilung der Austriebs- und Verzweigungsformen am Terminaltrieb	37
3.2.1. Knospengröße und Knospenverteilung	37
3.2.1.1. Fichte	37
3.2.1.2. Lärche	40
3.2.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	41
3.2.2. Verteilung und Häufigkeit der Lateraltriebformen	42
3.2.2.1. Verteilung und Häufigkeit sylleptischer Triebe	42
3.2.2.1.1. Fichte	42
3.2.2.1.2. Lärche	45
3.2.2.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	46
3.2.2.2. Verteilung und Häufigkeit regulärer Triebe	47
3.2.2.2.1. Fichte	47
3.2.2.2.2. Lärche	49
3.2.2.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	50
3.2.2.3. Verteilung und Häufigkeit nachzeitiger Triebe	51
3.2.2.3.1. Fichte	51
3.2.2.3.2. Lärche	51
3.2.2.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	52
3.3. Verteilung der Austriebs- und Verzweigungsformen an Seitenverzweigungen	53
3.3.1. Knospengröße und Knospenverteilung	53
3.3.2. Verteilung sylleptischer Triebe	55
3.3.3. Verteilung regulärer Triebe	56
3.3.4. Verteilung nachzeitiger Triebe	58

3.4. Längenentwicklung der Austriebs- und Verzweigungsformen im Jahr ihrer Entstehung	59
3.4.1. Längenentwicklung sylleptischer Triebe	59
3.4.1.1. Fichte	59
3.4.1.2. Lärche	61
3.4.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	62
3.4.2. Längenentwicklung regulärer Triebe	62
3.4.2.1. Fichte	62
3.4.2.2. Lärche	64
3.4.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	65
3.4.3. Längenentwicklung nachzeitiger Triebe	65
3.4.3.1. Fichte	65
3.4.3.2. Lärche	65
3.4.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	66
3.5. Längenentwicklung der Austriebs- und Verzweigungsformen in den Folgejahren	66
3.5.1. Längenentwicklung sylleptischer Triebe	66
3.5.1.1. Fichte	67
3.5.1.2. Lärche	70
3.5.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	72
3.5.2. Längenentwicklung regulärer Triebe	73
3.5.2.1. Fichte	73
3.5.2.2. Lärche	74
3.5.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	74
3.5.3. Längenentwicklung nachzeitiger Triebe	75
3.5.3.1. Fichte	75
3.5.3.2. Lärche	75
3.5.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	75
3.6. Aussetzendes Längenwachstum	76
3.6.1. Fichte	76
3.6.2. Lärche	77
3.6.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche	80

3.7. Endogene und exogene Einflüsse auf das Ver-	81
zweignungsverhalten	
3.7.1. Rechenmodell zur Quantifizierung regulärer	81
Triebe bei Fichte und Lärche	
3.7.2. Das Verzweignungsverhalten von Fichten und	86
Lärchen in Kipfenberg und Thiergarten	
3.7.2.1. Häufigkeiten sylleptischer Triebe	86
3.7.2.2. Häufigkeiten regulärer Triebe	87
3.7.3. Gaschromatographische Untersuchungen zur	90
Beurteilung der Herkunftsfrage bei Lärche	
3.7.4. Ernährungszustand von Fichten und Lärchen	91
3.7.5. Stickstoff-Düngungsversuche	93
3.7.5.1. Einfluß der Stickstoffdüngung auf die	93
Entwicklung regulärer und die Bil-	
dung sylleptischer Triebe	
3.7.5.1.1. Topfdüngung bei Lärche	93
3.7.5.1.1. Bestandsdüngung bei Fichte	101
3.7.5.1.2. Bestandsdüngung bei Lärche	106
3.7.5.2. Wirkung der Stickstoffdüngung auf den	110
Ernährungszustand der Bestandsfichten	
und -lärchen	
3.7.6. Zusammenhänge zwischen Wachstumsparametern	115
und der Bildung sylleptischer und regulärer	
Triebe bei Lärche	
3.7.6.1. Beziehungen zwischen der Anzahl syllep-	115
tischer Triebe und dem Radialzuwachs, der	
Terminaltrieblänge und dem Nadelgewicht	
3.7.6.2. Beziehung zwischen der Anzahl regu-	119
lärer Jahrestriebe und dem Radialzuwachs	
3.7.7. Einfluß der Witterung auf die Bildung syl-	121
leptischer Triebe bei Lärche	
3.7.8. Einfluß des Baumalters auf die Bildung	125
sylleptischer Triebe	
3.7.9. Zusammenhang zwischen Blasenfußschäden	127
(Thaeniothrips laricivorus Krat.) und Syl-	
leptis	

3.7.10. Zusammenhänge zwischen "neuartigen Waldschäden" und der Bildung sylleptischer und regulärer Triebe	130
3.7.10.1. Zusammenhänge zwischen Syllepsis an Jungfichten und dem Schadensgrad benachbarter Fichtenaltbestände	130
3.7.10.2. Zusammenhänge zwischen der Bildung und Entwicklung regulärer Triebe und dem individuellen Schadensgrad	133
3.7.10.2.1. Zuwachsvergleiche zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probestäumen	133
3.7.10.2.2. Häufigkeiten von Verzweigungen 2. und 3.Ordnung. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probestäumen	135
3.7.10.2.3. Eingestelltes Längenwachstum bei Verzweigungen 2. und 3.Ordnung. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probestäumen	138
3.7.10.2.4. Gesamtquantifizierung regulärer Jahrestriebe. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probestäumen	141
4. Diskussion	143
5. Zusammenfassung	159
6. Literaturübersicht	162

1. Einleitung

Morphologische Untersuchungen an Wirtschaftsbaumarten standen bis vor wenigen Jahren oft unter dem Blickwinkel der Produktionssicherung und Produktionssteigerung. Vor allem galt es als vorrangiges Ziel, im Rahmen von Fröhstests ein herkunftsbedingtes oder individuelles Optimum an Zuwachsleistung und an Widerstandsfähigkeit mit geeigneten morphologischen Merkmalen wie Dauer und Art des Triebwachstums (vgl. Abschn. 1.2.), Dicke der Borke bzw. Art der Beastung zu verbinden (LEIBUNDGUT und KUNZ 1952, ROHMEDEY 1971, SCHMIDT-VOGT 1977).

Unter dem Eindruck der seit etwa Anfang der achtziger Jahre erstmals aufgetretenen und bis heute für alle wirtschaftlich bedeutenden Waldbaumarten beschriebenen neuartigen Waldschäden (SCHÖTT 1981, SCHULZ 1985, SCHÖTT und COWLING 1985) wurden neue Forderungen an die Morphologie herangetragen (ROLOFF 1986, KRAPPENBAUER 1987, GRUBER 1987a,b). Neben der exakten Beschreibung des aktuellen Krankheitszustandes und des Krankheitsverlaufes sollten Kriterien gefunden werden, die eine eindeutige Abgrenzung zwischen dem Krankheitsbild des Waldsterbens und anderen biotischen und abiotischen Umwelteinflüssen ermöglichen. Abgesehen von massiven Kronenverlichtungen bestand bei allen neu in die Diskussion eingeführten Symptomen wie Ersatztriebbildung (REHFUESS 1983, KRAMPOL 1983, KRUG und SCHILL 1984, GRUBER 1987b, LIEDEKER et al. 1988), Terminaltriebverkrümmungen (BARTELS 1986) und vorzeitiger Triebbildung (SCHÖTT und SCHILL 1985, ROLOFF 1986, GRUBER 1987b) die Notwendigkeit, zunächst die natürliche Streubreite dieser Merkmale zu erfassen.

1.1. Fragestellung und Untersuchungsschwerpunkte

Ausgangspunkt für die vorliegende Arbeit waren Beobachtungen über Verbuschungserscheinungen in den Kronen eines 20-30jährigen Lärchenjungbestandes im FoA Thiergarten. Im gleichen Forstamt traten seit Jahren deutliche Schäden an Altlichten auf, die dem Ursachenkreis des Waldsterbens zugeordnet werden.

Im Mittelpunkt stand die Frage, ob Faktoren, die bei Altbäumen charakteristische Symptome des Waldsterbens auslösen, bei jungen Fichten und Lärchen zu Veränderungen im Verzweigungsmodus führen können.

Berücksichtigt man neben Erklärungsansätzen, wie der Streßhypothese (SCHÜTT et al. 1984) oder der SO_2/O_3 -Hypothese (PRINZ 1983, ARNDT et al. 1983), die von kontinuierlich vitalitätsmindernden Einflüssen ausgehen, auch Modelle wie die Stickstoff-Input-Hypothese (NIHLGARD 1985, MOHR 1986, MOOSMAYER 1986) bei dieser Fragestellung, so mußten entsprechende Untersuchungen auch mögliche, zunächst vitalitätssteigernde Einflüsse erkennbar machen.

Pathologische Veränderungen im Verzweigungsmuster sind generell nur unter zwei Voraussetzungen erfassbar. Zum einen muß die natürliche individuelle und standortsspezifische Bandbreite des zu prüfenden Merkmals bekannt sein. Zu diesem Zweck wurde im FoA Kipfenberg, einem vom Waldsterben nur wenig betroffenen Gebiet bei Fichte und Lärche eine breit angelegte Grunduntersuchung des Kronenaufbaues durchgeführt und durch Stichproben im FoA Thiergarten ergänzt.

Zum zweiten müssen endogene und exogene Faktoren in ihrer Bedeutung für die Bildung von Verzweigungen analysiert werden. In beiden Forstämtern wurden an Probestämmen bei der Holzarten Einflüsse des Baumalters, des Ernährungszustandes, der Zuwachsleistung und des Klimas auf das Verzweigungsverhalten überprüft, wobei der Schwerpunkt der

Untersuchungen auf der vorzeitigen Triebbildung (vgl. Abschn. 1.2.) lag.

Die Einbeziehung von Probematerial aus den FoA Bodenmais und Sauerlach sollte zusätzliche Anhaltspunkte auf das Verzweigungsverhalten in Waldsterbensgebieten liefern.

1.2. Kenntnisstand, Literaturübersicht und Definitionen

Der Aufbau der Krone von der Jungpflanze bis zum Altbaum ist ein kontinuierlich verlaufender Prozeß. Durch den Knospenaustrieb im Frühjahr werden neue seitliche Triebachsen angelegt und bereits bestehende Triebe verlängern sich um einen Jahrestrieb (Expansionsphase) (Abschn. 3.4., 3.5.). Mit dem Alter werden der Achse nimmt der jährliche Längenzuwachs laufend ab, bis es zum Aussetzen in der jährlichen Triebbildung kommt (Stagnationsphase) (Abschn. 3.6.). In den Folgejahren führt insbesondere Lichtmangel zum Absterben der photosynthetisch ineffizienten Kronenteile (Absterbephase). Bei herkunftsgleichem Pflanzenmaterial wirken neben individuellen genetischen Unterschieden insbesondere biotische und abiotische Umweltfaktoren modifizierend auf die Dauer und Intensität der einzelnen Entwicklungsschritte ein.

Die morphologischen und morphogenetischen Grundlagen des oben beschriebenen Grundmodells des Kronenaufbaues sind seit langem bekannt (BÜSGEN und MÖNCH 1927, GOEBEL 1933). Im forstlichen Schrifttum finden sich seit Mitte des vorigen Jahrhunderts immer wieder Hinweise auf Abweichungen von der "normalen" periodischen Triebbildung bei Waldbäumen (SCHACHT 1853). Da diese, zunächst mit dem Begriff Johannistrieb beschriebene Erscheinung vorzeitiger expansiver Triebbildung bei den folgenden Untersuchungen von

entscheidender Bedeutung war, soll hier genauer auf die terminologische Begriffsfindung eingegangen werden.

Erste systematische Untersuchungen über die Formenvielfalt der Triebbildung und -streckung wurden von SPÄTH (1912) an Laubbäumen durchgeführt. Er stellt der normalen Laubentfaltung im Frühjahr eine erneute Laubentfaltung im Frühsommer gegenüber und unterscheidet dabei zwischen sylleptischer, proleptischer und Johannistriebbildung. Danach entstehen sylleptische Triebe während des Wachstums der Mutterachse aus neu gebildeten seitlichen Achselknospen und weisen keine Knospenschuppen an der Triebbasis auf. Sie sind Teile des normalen Triebsystemes und treten vorwiegend bei jungen Pflanzen auf. Johannistriebe setzen das terminale Längenwachstum in Intervallen fort. Zwischen den Phasen intensiver Triebstreckung liegt eine deutliche Ruhephase. An der Triebbasis des Johannistriebes finden sich Knospenschuppennarben. Sie treten regelmäßig nur an Altbäumen bei Eiche und Buche auf und sind normale Teile des Triebsystemes dieser Baumarten. Im Gegensatz dazu entstehen proleptische Triebe nach völliger Beendigung des Längenwachstums unregelmäßig vorwiegend aus Endknospen im Anschluß an eine ausgeprägte Ruhephase. Sie sind abnorme Teile des Triebsystemes.

HALLE et al. (1978) fassen im Unterschied zu SPÄTH (1912) Johannistriebe und proleptische Triebe zusammen. Nach ihren Untersuchungen an tropischen Gehölzen definieren sie Syllepsis als kontinuierliche Weiterentwicklung eines lateralen aus einem terminalen Meristem, ohne daß das laterale Meristem eine Ruheperiode durchlaufen hat. Prolepsis beschreibt die diskontinuierliche Entwicklung (mit Ruheperiode) eines lateralen aus einem terminalen Meristem.

ROLOFF (1984) folgt den von HALLE et al. (1978) festge-

legten Definitionen, schränkt jedoch im Fall der Prolepsis die Ruhephase auf eine ausschließlich sommerliche Unterbrechung im Triebwachstum ein.

MARCET (1984) stellt der proleptischen Triebbildung zur deutlichen Abgrenzung den retardierten Knospenaustrieb (= Normalfall des Frühjahrsaustriebes) gegenüber und beschreibt damit den Austrieb der schon im Vorjahr angelegten und bei reduzierter Aktivität überwinternden End- und Seitenknospen. Außerdem weist er auf den Unterschied zwischen terminaler und axilliärer Prolepsis hin.

Unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse und aufbauend auf anatomische Studien am Embryonaltrieb in der überwinternden Knospe wurde in neueren Untersuchungen versucht, die Formen sylleptischer und proleptischer Triebbildung auch auf die terminale Triebachse zu übertragen. Ausgangspunkt war die Beobachtung, daß beim retardierten Knospenaustrieb (MARCET 1985) zusätzlich zu den in der Knospe bereits angelegten Triebteilen auch am Terminaltrieb im Jahr des Triebwachstums neue Blätter gebildet werden (POLLARD und LOGAN 1976).

REMPHREY und POWELL (1984) fanden bei *Larix laricina*, daß bei normal entwickelten Terminaltrieben mehr als 50% der Nadeln im Jahr der Triebstreckung neu entstanden waren. Sie bezeichneten den, in der Knospe am Embryonaltrieb vorgebildeten Triebabschnitt als *preformed*, den neu gebildeten als *neoformed*.

WÖHLISCH (1984) untergliedert das Terminaltriebwachstum bei *Picea abies* im Sinne von REMPHREY und POWELL (1984) nach *praedeterminiertem* und *freiem* Wachstum. In Abhängigkeit vom Streckungszeitpunkt des nicht im Embryonaltrieb vorgebildeten Triebteiles fand er zwei Formen freien Triebwachstums. Proleptisches freies Wachstum beschreibt die Entstehung von Triebteilen, die aus Knospen nach einer mehr oder weniger langen Pause des Streckungswachs-

tums aus neoformierten Primordien hervorgehen. An ihrer Triebbasis finden sich immer Knospenschuppennarben. Bei sylleptischem freiem Wachstum ist keine Übergangsstelle zwischen praedeterminiertem und freiem Wachstum erkennbar.

GRUBER (1987a,b) faßt bei Fichte vorzeitige terminale und laterale Austriebsformen zusammen. Prolepsis ist hier die vorzeitig extrareguläre Streckung der Knospe bzw. Embryonalknospe. Er verzichtet wegen des nach seiner Meinung unscharfen Unterscheidungskriteriums der Knospenruhe auf eine terminologische Trennung zwischen Syllepsis und Prolepsis und führt die neuen Begriffe der Früh- und Spätprolepsis ein.

In dieser Arbeit wurde ausschließlich das Austriebsverhalten lateraler Triebe untersucht. Aus diesem Grund wurden die von ROLOFF (1984) festgelegten Definitionen des vorzeitigen Austriebes verwendet (Abschn. 3.1.).

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen untergliedern sich in Freilandversuche, Freilanderhebungen und Topfversuche.

2.1. Beschreibung der Untersuchungsorte

In vier bayerischen Forstämtern wurden Freilanderhebungen durchgeführt (Abb. 1). Die in Tab. 1 aufgeführten Standort- und Bestandesdaten stammen zum größten Teil aus forstamtseigenen Unterlagen. Die Angaben über die Schadsituation benachbarter Fichten-Altbestände in den FoA Sauerlach und Bodenmais wurden aus MAYER (1985) und REHFUESS (1986) übernommen. In den FoA Kipfenberg und Thiergarten wurden eigene Schadansprachen durchgeführt. Für die Untersuchungen wurden im FoA Kipfenberg (Abb. 5) und FoA Thiergarten (Abb. 6) ein jeweils 0,5ha großer Fichten - Lärchen Jungbestand, im FoA Bodenmais ein ca. 0,7ha großer Fichtenreinbestand ausgewählt. Im FoA Sauerlach wurden im Höhenkirchner und Deisenhofener Forst jeweils fünfzehn etwa 100m² große Beobachtungsflächen eingerichtet (Tab. 2).

Abb.: 1 Geographische Lage der vier Forstämter in Bayern
(B FoA Bodenmais, K FoA Kipfenberg, T FoA Thiergarten, SD FoA Sauerlach/Deisenhofener Forst; SH
FoA Sauerlach/Höhenkirchner Forst)



Tab.: 1 Standorts- und Bestandesdaten der Probeflächen

	Kipfenberg	Thiergarten	Sauerlach Höhenk. Deisenh.		Bodenmais
-Forstort :	Dis. Bären- eiche; Abt. Kälbertal	Dis. Geis- lingerschlag Abt. 36/8	s. Tab.: 2		Dis. Hoch- wald; Abt. Gachwendet
-Standort : <u> Lage</u>					
Höhe in m ü. NN	480	490	565	585	1150
Neigung	schwach nach SW	schwach nach S	eben	eben	schwach nach SW
<u>Klima</u>					
jährl. Nieder- schlagssumme (mm)	650	760	1000	1000	1800
mittl. Jahres- temperatur (°C)	7,6	7,2	7,5	7,4	3,0
<u>Boden</u>					
Bodenart	mäßig trockener Lehm	tiefgr. frischer Lehm	mäßig trockener Lehm		frischer Lehm
Bodentyp	braune Rendzina	podsol. Braun- erden	schwach podsol. Parabraunerden		podsol. Braun- erden
-Bestand					
Alter	Fi: 5-10 Lä: 7-10	Fi: 5-10 Lä: 7-10	Fi: 7-10		Fi: 20-25
-Schadsi- tuation					
Nadelverlust (%) benachb. Fi-Altbest.	12	28	33	26	> 60
%Anteil stark geschädigter Altflächen (Schadkl. 2-4)	10	48	68	36	75

Die Beobachtungsflächen im Deisenhofener und Höhenkirchener Forst wurden in Anlehnung an die von MAYER (1985) durchgeführten Untersuchungen angelegt (Tab. 2).

Tab.: 2 Bezeichnung der Beobachtungsflächen im Deisenhofener und Höhenkirchener Forst nach MAYER (1985)

Forstort	Flächennummer
Deisenhofener Forst	5/5, 7/11, 9/6, 9/7, 11/7, 11/15, 11/15, 13/3, 13/9, 15/5, 15/9, 17/5, 17/9, 19/3, 19/11
Höhenkirchener Forst	1/3, 2/5, 2/6, 2/15, 3/3, 3/5, 3/6, 3/8, 3/10, 3/13, 4/4, 5/5, 5/8, 6/4, 6/5

2.2. Morphologische Untersuchungen

2.2.1. Auswahl der Probebäume

Je nach Untersuchungsziel wurde in den einzelnen Forstämtern eine unterschiedliche Zahl von Probebäumen ausgewählt.

FoA Kipfenberg, FoA Thiergarten:

In beiden Forstämtern wurden im Frühjahr 1985 auf den Probeflächen jeweils 50 ca. 5jährige Fichten und Lärchen zufällig ausgewählt und dauerhaft markiert. In den Vegetationsperioden 1985-87 wurden an diesen Probebäumen die jährliche Triebbildung am Terminaltrieb und an den Seitenverzweigungen 1.Ordnung erfaßt.

Für detailliertere morphologische Aufnahmen wurden im FoA Kipfenberg im Herbst 1986 je Baumart zusätzlich 20 ca. 10jährige Fichten und Lärchen entnommen. Davon wiesen jeweils 10 Probebäume am einjährigen Terminaltrieb deutlich gestreckte sylleptische Triebe auf. Im FoA Thiergarten wurden zum selben Zeitpunkt je Baumart 10 Versuchsbäume

ausgewählt. Je Baum wurden vom drei- bis siebenjährigen Terminaltrieb jeweils die vier distalsten Äste entnommen.

FoA Sauerlach:

Im Herbst 1985 wurden auf insgesamt 30 Probeflächen im Deisenhofener und Höhenkirchener Forst jeweils 50, zwischen 5 und 7 Jahre alte Fichten zufällig ausgewählt und hinsichtlich der Zahl der sylleptischen Triebe am einjährigen Terminaltrieb untersucht.

An den in Kipfenberg, Thiergarten und Sauerlach untersuchten Probebäumen waren keine biotischen oder abiotischen Schäden erkennbar.

FoA Bodenmais:

Im September 1986 wurden 5 deutlich geschädigte und 5 weitgehend symptomfreie 15-20jährige Fichten ausgewählt. Die Beurteilung des Gesundheitszustandes erfolgte in Anlehnung an die von der FVA München für junge Fichten im Jungwuchs und Dickungsstadium vorgeschlagenen Schadstufen (KENNEL und GAMPE 1983). Je Probestaum wurden am 6., 8., 10. und 12. Quirl jeweils die beiden distalsten Äste für spätere morphologische Auswertungen entnommen.

2.2.2. Verwendete Termini und Signaturen

Um eine einheitliche Darstellung der Ergebnisse zu gewährleisten, wurden folgende Termini und Signaturen zur Identifizierung der Triebe verwendet (Abb.2,3).

Abb.: 2 Schematische Darstellung der verschiedenen Verzweigungsordnungen und Austriebsarten

T. Terminaltriebachse 0.Ordnung

S₁ Seitentrieb 1.Ordnung

S₂ Seitentrieb 2.Ordnung

S_n Seitentrieb n-ter Ordnung

r regulär entstandener Trieb

s sylleptisch entstandener Trieb

n nachzeitig entstandener Trieb

a im Längenwachstum ausgesetzter Trieb

K Knospe

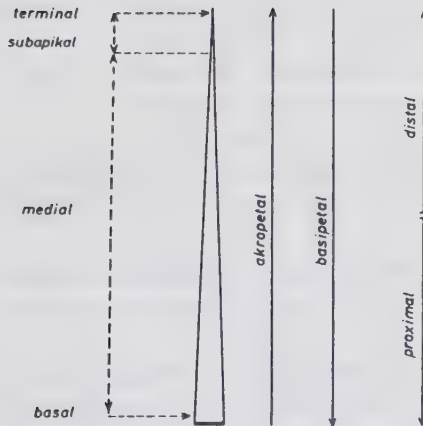
— Jahrestriebsbasis



Definitionen:

- Seitenverzweigungen 1.Ordnung (S_1) werden als Äste syn. Lateraltriebe bezeichnet
- nach dem Jahr ihrer Entstehung wurde allen Trieben das entsprechende Alter zugeordnet (Bsp.: Terminaltrieb T. 1985 = 3jährig)

Abb.:3 Schematische Darstellung der verwendeten morphologischen Termini



2.2.3. Ermittlung morphologischer Kennwerte

An den Probestämmen wurden abhängig vom Untersuchungsziel verschiedene morphologische Kennwerte erhoben.

Triebblängenentwicklung und Austriebsverhalten:

In der Vegetationsperiode 1986 wurden an zehn 5jährigen Fichten aus dem Höhenkirchener Forst und an 50 getopften 4jährigen Lärchen wöchentlich Längenmessungen (Meßgenauigkeit 0,5cm) an Terminaltrieben und an den vier distalsten einjährigen Ästen durchgeführt. Vorzeitige und nachzeitige Triebbildungen wurden nach dem Zeitpunkt ihres Auftretens erfaßt und ihr Längenwachstum - soweit vorhanden - gesondert aufgenommen.

Verzweigungsverhalten und Kronenaufbau:

An jeweils 10 der im FoA Kipfenberg je Baumart für morphologische Grunduntersuchungen entnommenen Bäumen wurde eine Analyse folgender Parameter durchgeführt:

1. Terminaltrieblängen von 1980 bis 1987 (in cm)
2. Ansatzstelle und Entstehungsart der Äste am Terminaltrieb
3. Länge der Jahrestriebe an den Ästen (in cm)
4. Zahl und Ansatzstelle von Verzweigungen 2. und höherer Ordnung
5. Stichprobenartige Triebblängenmessungen an Verzweigungen 2. und höherer Ordnung (in cm)

An weiteren 10 Probestämmen je Baumart wurde das Verzweigungsverhalten nur anhand von Stichproben quantifiziert. Die am drei- bis siebenjährigen Terminaltrieb jeweils entnommenen vier distalsten Äste wurden mit Ausnahme von Punkt 1. und 2. nach vorgenanntem Schema ausgewertet. Für die im FoA Thiergarten und FoA Bodenmais entnommenen Stichprobenäste galt die gleiche Vorgehensweise.

Knospengröße und Knospenzahl:

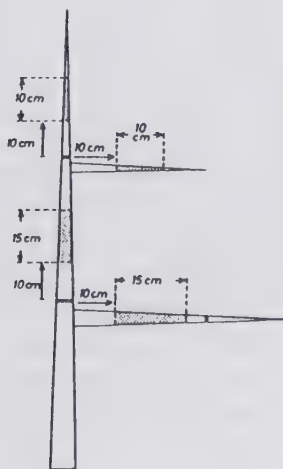
Zahl und Größe der Knospen wurde nur an diesjährigen Jahrestrieben der verschiedenen Verzweigungsordnungen ermittelt.

Länge und Breite der untersuchten Knospen wurde mit einer Schieblehre (Genauigkeit 0,1mm) gemessen.

Benadelungsdichte und Nadelzahl:

Beide Parameter wurden nur bei Lärche an den 10 für die Grunduntersuchung entnommenen Bäumen durchgeführt. An einem 10cm langen Abschnitt des diesjährigen Terminaltriebes sowie am gleichaltrigen Jahrestrieb eines einjährigen Lateraltriebes 1.Ordnung, wurde die Nadelzahl pro Zentimeter Trieblänge ermittelt (Abb.4). Am letztjährigen Terminaltrieb sowie am entsprechenden Jahrestrieb des zweijährigen Lateraltriebes 1.Ordnung wurde die Zahl der auf 15cm Trieblänge gebildeten Kurztriebe festgestellt.

Abb.: 4 Schema der Probenahme zur Ermittlung der Benadelungsdichte bei Lärche ( untersuchter Probeabschnitt; $\longrightarrow$ Entfernung von der Triebbasis)



Jeweils 100 Nadeln bzw. 10 Kurztriebe pro Probenabschnitt wurden bei 105°C 24Std lang getrocknet und anschließend mit einer Analysenwaage auf 0,01g genau gewogen.

2.3. Wachstumskundliche Untersuchungen

Von den 10 Probelärchen der Grunduntersuchung (FoA Kipfenberg), sowie von der gleichen Baumzahl der Stichprobenuntersuchung (FoA Thiergarten) wurden jeweils in 40cm Baumhöhe eine Stammscheibe entnommen. Jahrringbreitenmessungen an den Versuchsbäumen aus dem FoA Bodenmais wurden an Bohrkernen durchgeführt.

Die Ermittlung des jährlichen Radialzuwachses erfolgte mit dem Videoplan (Fa. Kontron) bei 10facher Vergrößerung. Je Stammscheibe wurden vier Radien gemessen.

2.4. Experimentelle Untersuchungen

2.4.1. Düngeversuche

Bestands- und Topfdüngungsversuche wurden mit Kalkammonsalpeter Firma Baywa (27% Gesamtstickstoff) durchgeführt. Die von Hand ausgebrachten Düngermengen waren zuvor abgewogen worden. In den Versuchen wurden jeweils drei mengenmäßig verschiedene Düngervarianten durchgeführt.

Dabei war es nicht Ziel der Versuche, durch die Gabe verschiedener Düngermengen einen gerichteten Effekt von der Kontrolle bis zur mengenmäßig stärksten Variante zu erzielen. Es sollte zunächst nur untersucht werden, ob Stickstoffdüngung einen Einfluß insbesondere auf die vorzeitige Verzweigung von jungen Lärchen und Fichten hat.

2.4.1.1. Topfdüngung

Im April 1985 wurden 40 dreijährige Lärchen jeweils in ein 10l Mitscherlichgefäß getopft. Als Substrat diente Gartenerde. Um den Einfluß des Pflanzschocks auszuschließen, wurde mit der Düngung erst in der folgenden Vegetationsperiode begonnen.

Mit dem Aufbrechen der Knospen wurden am 02.05.1986 jeweils 10 Pflanzen mit 10g, 20g bzw. 30g Kalkammonsalpeter gedüngt. Am 28.05. wurde mit den gleichen Mengen eine zweite Düngung durchgeführt. Alle Versuchspflanzen verblieben während des gesamten Beobachtungszeitraumes im Freien und wurden nach Bedarf ein- bis zweimal wöchentlich gegossen.

Nach der unter Abschn. 2.2.3. beschriebenen Methode wurden die Kontrollpflanzen sowie die Pflanzen der drei Düngervarianten in der Vegetationsperiode 1986 wöchentlich vermessen.

2.4.1.2. Bestandsdüngung

In der Vegetationsperiode 1986 wurden in den FoA Thiergarten und Kipfenberg Freilanddüngungsversuche durchgeführt. Bedingt durch die Bestandesstruktur erfolgte die Düngung bei Lärche an 40 Einzelbäumen, bei Fichte auf vorher markierten Probeflächen (Größe 8x8m). Im Fall der Einzelbaumdüngung wurde die entsprechend berechnete Düngermenge auf einer Kreisfläche von ca. 7m² (Radius = 1,5m) um den Stamm ausgebracht. Zwischen den einzelnen Probeflächen bzw. bis zum nächsten gedüngten Einzelbaum wurde ein Mindestabstand von 5m eingehalten (Abb. 5,6).

Bei beiden Baumarten wurden drei Düngervarianten von 200kg/ha, 300kg/ha und 400kg/ha festgelegt (KREUTZER mündl. Mitteilung). Mit jeweils der Hälfte der angeführten Düngermengen erfolgten die beiden Düngungen am 07.05.

und 03.06. im FoA Kipfenberg und am 09.05. und 04.06. im FoA Thiergarten.

Mitte Oktober 1986 und 1987 wurden alle Probestämme nach der unter Abschn. 2.2.3. beschriebenen Methode aufgenommen.

Abb.: 5 Lage der Kontroll- und Düngeflächen im FoA Kipfenberg für Fichten und Lärchen (Fi: Fichte, Lā: Lärche; K: Kontrolle, 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha: ausgebrachte Düngermenge; N = Baumzahl/Behandlung

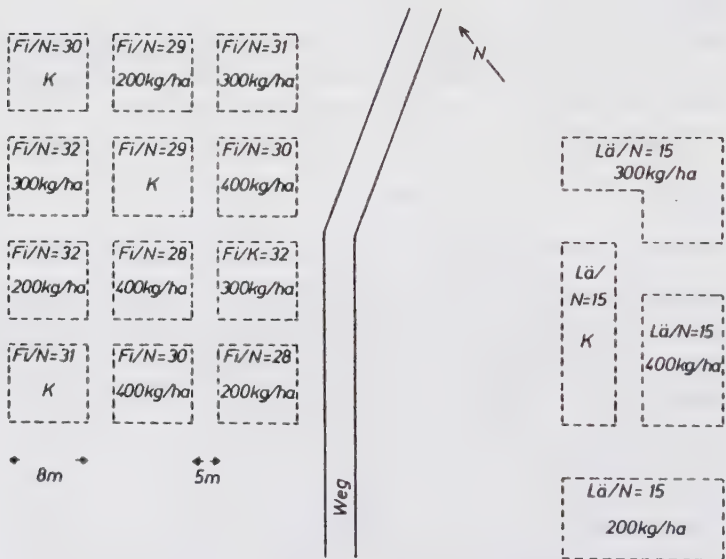
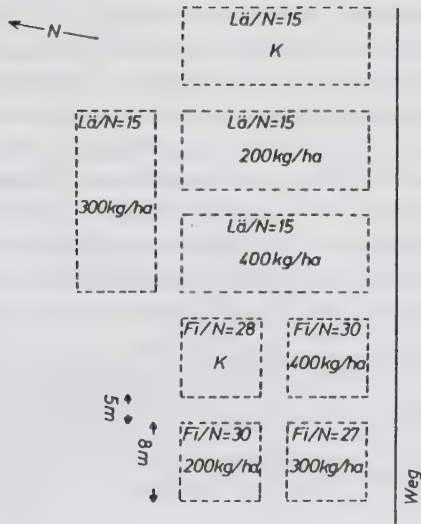


Abb.: 6 Lage der Kontroll- und Düngeflächen im FoA Thiergarten für Fichten und Lärchen (Fi: Fichte, Lā: Lärche; K: Kontrolle, 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha: ausgebrachte Düngermenge; N = Baumzahl/Behandlung



2.4.2. Gaschromatographie

Da in den Forstämtern keine Unterlagen über das verwendete Pflanzenmaterial vorlagen, wurden zur Beurteilung der Herkunftsfrage bei Lärche Monoterpenanalysen durchgeführt. Im November 1986 wurden in den FoA Kipfenberg und Thiergarten von jeweils 20 Probestäumen je eine Astprobe entnommen.

Als Stichprobe wurde der distalste dreijährige Ast am vierjährigen Terminaltrieb ausgewählt.

Am einjährigen Jahrestrieb wurden bei der weiteren Probenaufbereitung aus dem medialen Triebabschnitt mehrere ca. 0,5cm lange, knospenfreie Triebstücke grob zerkleinert und getrennt in Glasröhrchen (Volumen 3cm³) gefüllt. Die mit einem Gummistopfen verschlossenen Röhrchen wurden im Wärmeschrank 5 Minuten bei 100°C erhitzt. Mit einer Gasspritze wurden 1-2cm³ des Luft-Terpengemisches entnommen und in den Gaschromatographen eingegeben (LANG 1976, 1987).

Gaschromatograph: Packard, Modell 7400

Säule	: OV 17 auf Chromosorb, 80-100 mesh, 3m
Strömungsge-	Trärgas (Stickstoff) 15-20ml/min
schwindigkeit	: Wasserstoff 15-20ml/min; Luft 200ml/min
Temperaturen	: Einspritzblock 120°C; Säule 80°C; FID 130°C

Die Werte für die einzelnen Komponenten des Terpengemisches wurden durch einen elektronischen Digitalintegrator in Prozentanteilen an der Gesamtpeakfläche erfaßt. Chromatogramme von Vergleichssubstanzen dienten zur Identifizierung der Peaks (LANG 1976).

2.4.3. Nährelementanalysen

Nach der von FIEDLER und MÖLLER (1973) und von KRIVAN und SCHALDACH (1986) vorgeschlagenen Methode wurden im August 1986 für Lärche und im Oktober 1986 für Fichte in den FoA Kipfenberg und Thiergarten Nadelproben entnommen. Bei

beiden Baumarten dienten jeweils die beiden distalsten, nach Westen exponierten einjährigen Äste als individuelle Stichprobe. Getrennt nach Probebäumen wurden die Triebe bei Zimmertemperatur bis zum Abfallen der Nadeln getrocknet. Die so gewonnenen Nadelproben wurden bis zur weiteren Verarbeitung in Papiertüten gelagert.

Pro Baumart und den drei Düngervarianten, sowie auf den Kontrollflächen wurden jeweils Nadelproben von 15 Probebäumen ausgewertet (Gesamtprobenzahl/FoA und Baumart N=60). Zur quantitativen Erfassung der Oberflächendeposition wurde je Probe die Hälfte der Nadeln von den Kontrollflächen (Gesamtprobenzahl/FoA und Baumart N=15) nach dem von KRIVAN und SCHALDACH (1986) beschriebenen Verfahren in Chloroform gewaschen (30sek bei andauerndem Schütteln).

Die Nährelementanalysen wurden von der GSF München, Neuherberg 1987 durchgeführt. In der Trockensubstanz der gemahlten Nadeln wurden dabei die Elementgehalte nach folgenden Verfahren bestimmt:

- N : CHN-Analyser; Carlo Erba Mod.1500
- Pb: Gravitrohr-AAS, Zeeman Untergrund Kompensation; Perkin -Elmer 3030
- P, Ca, K, Mg, Al, Mn, S, Cu : ICP - AES; Instruments S.A. JY381

2.4.4. Statistische Auswertung

Die Aufbereitung und Auswertung der Daten wurde mit den Programmpaketen SPSSPC+ (NORUSIS 1986) und BMDP (DIXON 1985) durchgeführt. Soweit erforderlich wurden die Daten auf Normalverteilung überprüft. Je nach dem zu bearbeitenden Datenmaterial wurden die statistischen Verfahren des U-Tests, des Chi-Quadrat Tests, des T-Tests, der Regressions- und der Varianzanalyse angewandt.

Die Signifikanzgrenze für die Zurückweisung der Null-Hypothese wurde auf $p=0,05$ festgelegt.

3. Ergebnisse

3.1. Morphologische Kennzeichen der Austriebs- und Verzweigungsformen

Die im folgenden verwendeten Bezeichnungen für den vorzeitigen, regulären und nachzeitigen Austrieb und der darauf zurückgehenden Verzweigungen sind ausschließlich im Sinn einer zeitlichen Reihenfolge zu verstehen. Bewertungen der Funktion oder der Bedeutung der einzelnen Austriebsarten für den Kronenaufbau sind damit nicht verbunden.

3.1.1. Vorzeitiger Austrieb

Der von SPATH (1912) festgelegten und von ROLOFF (1986) modifizierten Definition folgend, können zwei Grundtypen vorzeitiger Triebbildung unterschieden werden:

- sylleptischer Austrieb (Syllepsis) : während des Längenwachstums der Mutterachse entstehen Seitentriebe aus lateralaxialen Meristemen, die kein Knospenstadium durchlaufen haben. An ihrer Triebbasis finden sich keine Knospenschuppennarben (syn. : axilliäre Syllepsis).
- proleptischer Austrieb (Prolepsis) : nach einer ein- bis mehrwöchigen sommerlichen Ruhepause, treiben die in der laufenden Vegetationsperiode neu angelegten, voll ausgebildeten Seitenknospen zu Seitentrieben aus. Knospenschuppennarben sind an ihrer Triebbasis deutlich erkennbar (syn. : axilliäre Prolepsis).

3.1.1.1. Fichte

Syllepsis:

Die Bildung sylleptischer Seitentriebe an einjährigen Terminaltrieben junger Fichten ist ein kontinuierlich

verlaufender Prozeß. An einem Terminaltrieb können gleichzeitig alle Übergangsformen zwischen rein regulären Lateralknospen (Abb.7-1) und mehreren Dezimeter langen sylleptischen Trieben, die die Terminalknospe deutlich übergipfeln (Abb.7-5), auftreten.

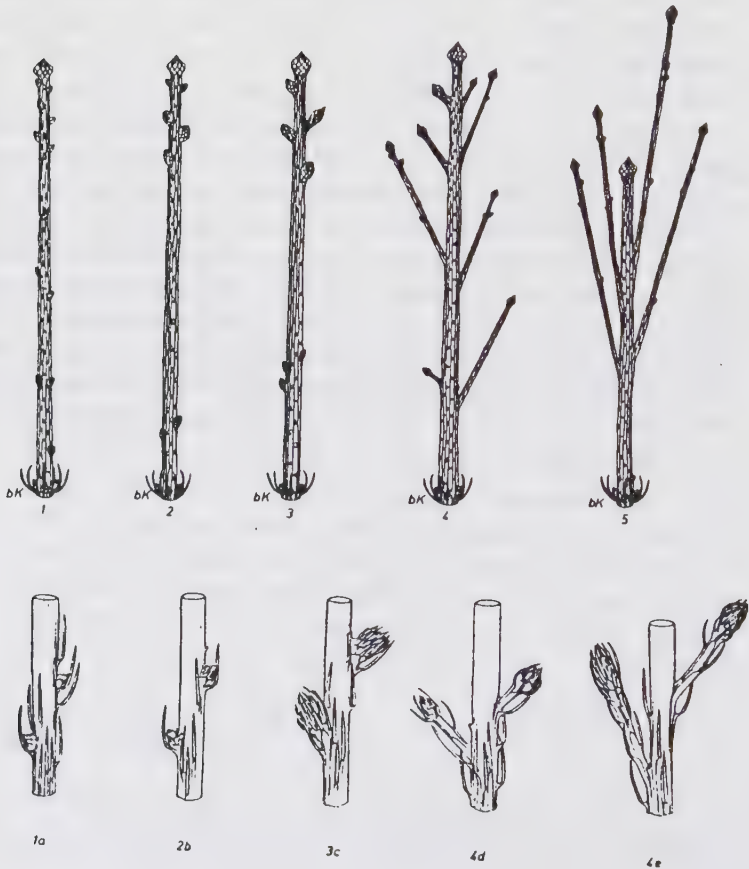
Reguläre Lateralknospen liegen jeweils in der Achsel eines Tragblattes. Sie sitzen der Mutterachse direkt an (Abb.:7-1a). Bei schwacher sylleptischer Triebbildung werden am Grund der Knospe zunächst einige wenige Nadeln gebildet (Abb.7-2b). Im weiteren Verlauf steigt die Nadelzahl an und das Wachstum der lateralen sylleptischen Triebachse setzt ein (Abb.7-3c). Dabei gehen die Mutterachse und der anfänglich nur wenige Millimeter lange sylleptische Trieb nahtlos ineinander über (vgl. Prolepsis). Endknospen sylleptischer Triebe sind deutlich größer, als reguläre Lateralknospen.

Nimmt das Längenwachstum weiter zu, so sind die sylleptischen Triebe orthotrop orientiert. An ihrer Triebachse werden seitliche Knospen angelegt, im Gegensatz zu regulären Trieben fehlen jedoch basal inserierte Knospen (Abb.:7-4). GRUBER (1987b) nennt weiterhin die hyperplastische Struktur der Nadeln als eindeutiges Kennzeichen sylleptischer Triebe.

Abb.:7 Intensitätsstufen sylleptischer Triebbildung bei Fichte

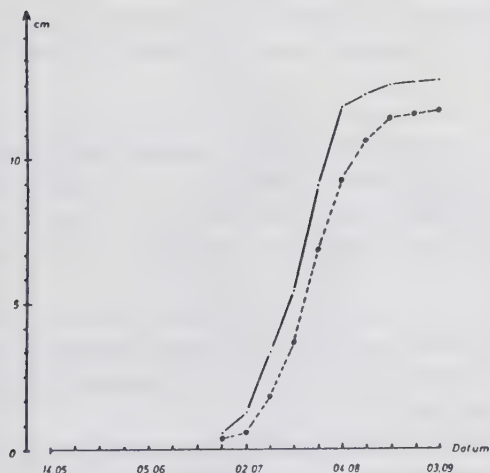
- 1 Terminaltrieb ohne sylleptische Triebe (1:9)
 - 1a reguläre Lateralknospe
- 2/3 Terminaltriebe mit schwacher sylleptischer Triebbildung (1:9)
 - 2b Lateralknospe mit wenigen basalen Nadeln
 - 3c Lateralknospe mit vermehrter Zahl basaler Nadeln (1:2)
- 4 Terminaltrieb mit deutlicher sylleptischer Triebbildung (1:10)
 - 4d, 4e sylleptische Triebe mit unterschiedl. Längenwachstum (1:2,5)
- 5 Extremfall sylleptischen Triebwachstums am Terminaltrieb : Übergipfelung der Terminalknospe (1:11,5)

(bK: basaler Knospenkranz)



Das Längenwachstum sylleptischer Triebe setzt Mitte Juni ein (Abb.8). Insgesamt zeigen die exemplarisch für zwei sylleptische Triebe dargestellten Wachstumskurven einen sigmoiden Kurvenverlauf. Nach einer etwa einwöchigen "Anlaufphase" nimmt das Längenwachstum bis Anfang August stark zu. Ab Anfang September stellen sylleptische Triebe ihr Streckungswachstum ein.

Abb.:8 Längenwachstum von zwei sylleptischen, diesjährigen Trieben 1.Ordnung bei Fichte (Mai bis September 1986)



Prolepsis:

Proleptische Triebbildung konnte im Beobachtungszeitraum nur an zwei Individuen in der ersten Augustwoche 1986 festgestellt werden. Aus den Spitzenknospen der beiden

distalsten, regulär entstandenen Lateraltriebe 1.Ordnung waren jeweils etwa 7cm lange Triebe hervorgegangen. Sie wiesen deutlich Knospenschuppennarben und einen Kranz basaler Seitenknospen auf. In Nadelgröße und -form bestand kein Unterschied zu regulären Trieben.

3.1.1.2. Lärche

Syllepsis:

Ähnlich wie bei Fichte verläuft die Anlage und das Wachstum sylleptischer Triebe an diesjährigen Langtrieben kontinuierlich. Zwischen regulären Lateralknospen (Abb.9-1) und der Entstehung bis über 40cm langer sylleptischer Triebe (Abb.9-2) lassen sich folgende Zwischenstufen unterscheiden.

Bei schwacher sylleptischer Triebbildung werden an der regulären Lateralknospe 2-5 Nadeln ausgebildet (Abb.9-a). Unterbleibt bei zunehmender Nadelzahl die Triebstreckung weiterhin, so ordnen sich die Nadeln rosettig um die Knospe an (kurztriebähnlicher sylleptischer Trieb) (Abb.9-b).

Bei beginnender sylleptischer Triebstreckung geht die sylleptische Triebachse ohne Übergang aus der regulären Achse hervor (Abb.9-c). Kürzere sylleptische Triebe sind plagiotrop orientiert.

Mit zunehmender Trieblänge ist ein Übergang zu orthotropem Wachstum feststellbar.

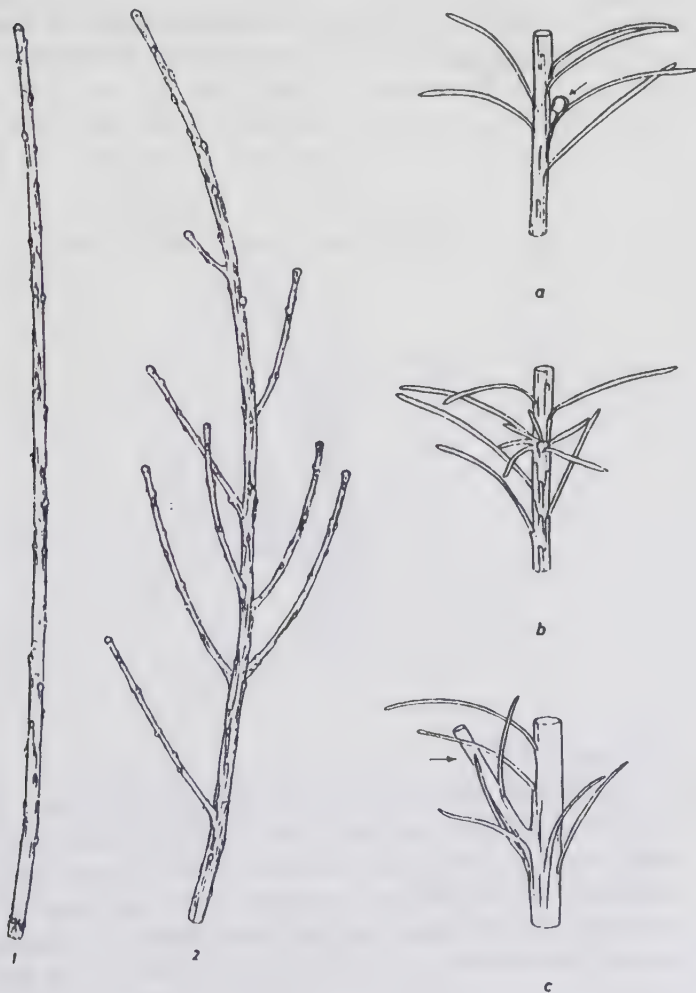
Ab einer Trieblänge von 1-2cm werden an der sylleptischen Triebachse selbst Seitenknospen angelegt (Abb.:9-2).

Häufig sind an einem Jahrestrieb gleichzeitig alle Entwicklungsstadien zu beobachten.

Syllepsis bleibt nicht auf den Terminaltrieb beschränkt. Auch diesjährige Jahrestriebe an ein- bis dreijährigen Ästen weisen häufig sylleptisch entstandene Triebe auf.

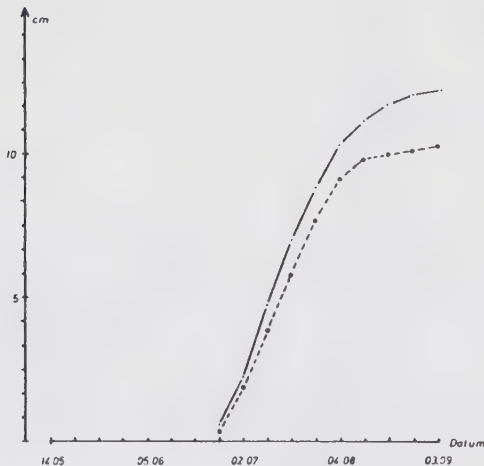
Abb.:9 Intensitätsstufen sylleptischer Triebbildung bei Lärche

- 1 Terminaltrieb ohne sylleptische Triebentwicklung (1:7)
- 2 Terminaltrieb mit deutlicher sylleptischer Triebbildung (1:8)
- a schwache sylleptische Triebbildung (2-5 Nadeln an der regulären Lateralknospe, 1:2)
- b schwache sylleptische Triebbildung (vermehrte Nadelzahl; Nadeln rosettig, 1:2)
- c sylleptischer Trieb mit deutlichem Längenwachstum (1:2)



Das Längenwachstum sylleptischer Triebe setzt ca. 6-7 Wochen nach Vegetationsbeginn ein (Abb.10). Die beiden exemplarisch dargestellten Summenkurven zeigen, daß das Streckungswachstum bis Anfang August gleichmäßig verläuft. Im Anschluß daran nimmt der weitere Längenzuwachs sylleptischer Triebe deutlich ab.

Abb.:10 Längenwachstum von zwei sylleptischen, diesjährigen Trieben 1.Ordnung bei Lärche (Mai bis September 1986)

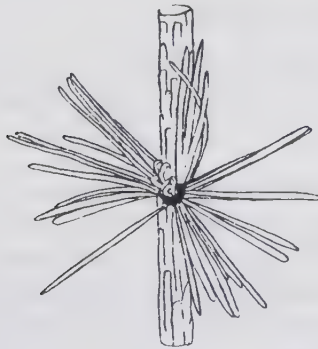


Prolepsis:

Die Entstehung proleptischer Langtriebe blieb auf Einzelfälle beschränkt. Nur an 3 von 50 Probestämmen waren Anfang August 1986 aus jeweils einer regulären Lateralknospe am einjährigen Terminaltrieb ein proleptischer Trieb hervorgegangen. Die bis zum Ende der Vegetationsperiode gebildete Trieblänge lag zwischen 5 und 9 cm.

Zur vollständigen Darstellung aller bei Lärche auftretenden Austriebsmuster soll kurz auf die Kurztriebprolepsis verwiesen werden. Bei allen Probebäumen war vereinzelt zu beobachten, daß ab Ende Juli zwischen den Knospenschuppen der Endknospen von Kurztrieben einige wenige, stark gekrümmte Nadeln hervorbrachen. Sie blieben im Regelfall bis zum Ende der Vegetationsperiode deutlich kürzer und heller, als die im Frühjahr entstandenen Kurztriebnadeln (Abb. 11). Nur in zwei Fällen entwickelte sich im gleichen Jahr aus diesem Anfangsstadium ein zweiter, vollständiger Kurztrieb (Doppelrosette).

Abb.:11 Kurztriebprolepsis bei Lärche



3.1.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Sylleptische Triebbildung ist bei jungen Fichten und Lärchen ein häufig auftretendes und kontinuierlich verlaufendes Phänomen der vorzeitigen Triebentwicklung. Nur an 8% der Fichtenterminaltriebe (untersuchte Gesamtzahl N=50) fehlten sylleptische Triebe vollkommen. Bei Lärche wiesen 96% der untersuchten Terminaltriebe (untersuchte Gesamtzahl N=50) zumindest Anfangsstadien sylleptischer Triebbildung auf.

Proleptische Triebbildung blieb bei beiden Baumarten auf Ausnahmen beschränkt.

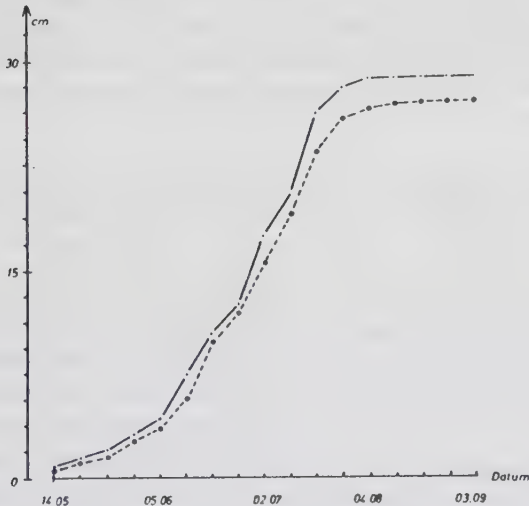
3.1.2. Regulärer Austrieb

Reguläre Seitentriebe entstehen im Jahr $x+1$ aus im Vorjahr x angelegten Knospen (syn.: axilliärer Regulärtrieb).

3.1.2.1. Fichte

Mit Ausnahme der Knospen des basalen Knospenkranzes entstehen i.d.R. aus allen, terminal und axilliär angelegten Knospen Jahrestriebe. Tritt keine sylleptische terminale Triebverlängerung (s. 1.2.) auf, so streckt sich der in der Knospe bereits angelegte Embryonaltrieb innerhalb weniger Wochen (Abb. 12). Das Längenwachstum regulärer Triebe zeigt einen typischen sigmoiden Kurvenverlauf.

Abb.:12 Längenwachstum von zwei regulären, diesjährigen Trieben 1. Ordnung bei Fichte (Mai - September 1986)



Die Längenentwicklung regulär entstandener Triebe ist in allen Kronenteilen akroton gefördert. Seitenverzweigungen 1.Ordnung sind weitgehend radiärsymmetrisch um den Terminaltrieb verteilt. Verzweigungen 2. und höherer Ordnung weisen eine deutlich amphotone Förderung auf.

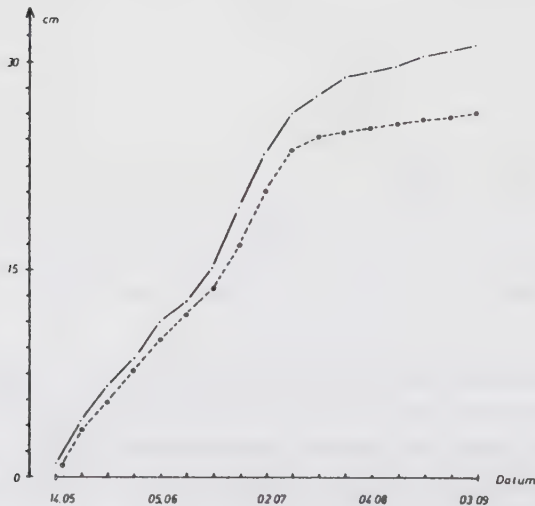
3.1.2.2. Lärche

Am vorjährigen Langtrieb entwickeln sich aus der Endknospe, sowie aus einer Anzahl von Seitenknospen im oberen Langtriebabschnitt wiederum Langtriebe. Basipetal folgende Knospen treiben zu Kurztrieben aus. In Langtriebknospen ist nur ein geringer Teil des nächstjährigen Triebes vorgebildet (BÖSGEN und MÖNCH 1927). REMPHREY und

POWELL (1984) fanden, daß bei ungestörtem Triebwachstum mehr als die Hälfte der Langtriebnadeln neu entstanden waren. Im Gegensatz dazu sind in Kurztriebknospen i.d.R. bereits alle Nadeln angelegt. Die Triebachse verlängert sich hier jährlich nur um ca. 1mm.

Das Längenwachstum von Langtrieben steigt zunächst nahezu linear an und flacht gegen Ende der Vegetationsperiode ab (Abb. 13).

Abb.:13 Längenwachstum von zwei regulären, diesjährigen Trieben 1. Ordnung bei Lärche (Mai - September 1986)



Die räumliche Verteilung von Lang- und Kurztrieben, sowie das Längenwachstum der Langtriebe ist akroton gefördert. Seitenverzweigungen 1.Ordnung stehen radiärsymmetrisch am Terminaltrieb. Verzweigungen 2. und höherer Ordnung sind amphiton gefördert.

3.1.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Die Verteilungsmuster von Verzweigungen 1. und höherer Ordnung, sowie deren akrotone Förderung sind bei beiden Baumarten gleich. Langtriebe bei Lärche zeigen gegenüber Fichte ein länger anhaltendes Längenwachstum.

3.1.3. Nachzeitiger Austrieb

Nachzeitige Triebe entstehen aus Knospen, die im Jahr x angelegt werden und frühestens im Jahr $x+2$ zu Langtrieben austreiben. Für die nachzeitige Triebbildung stehen somit die an dreijährigen und älteren Jahrestrieben verbliebenen Knospen zur Verfügung.

Verspätete Triebbildung durch die Entstehung neuer Knospen (syn. Adventivtriebe), insbesondere nach Verletzung (FINK 1980), wurde nicht berücksichtigt.

3.1.3.1. Fichte

Nachzeitige Seitentriebe (syn. Proventivtriebe) entstehen aus im Ruhestadium verharrenden Knospen. Derartige Proventivknospen, die im Unterschied zu Adventivknospen stets mit dem Mark des Triebes in Verbindung stehen, und auch als schlafende Knospen (BÖSGEN und MÖNCH 1927) oder als unterdrückte Knospen (GRUBER 1987a) bezeichnet werden, finden sich vorwiegend an der Basis des Jahrestriebes. Proventivtriebbildung aus medialen Knospen tritt selten auf (KRUG und SCHILL 1984, GRUBER 1987a).

Die Häufigkeit proventiv entstandener Triebe nimmt von Verzweigungen 1.Ordnung zu Verzweigungen 2.Ordnung deutlich ab (KRUG und SCHILL 1984). Proventivtriebe an älte-

ren Terminaltrieben sind nur in Einzelfällen zu beobachten (Abschn. 3.2.2.3.1.).

Unabhängig vom Alter des Jahrestriebes und der Verzweigungsordnung neigen auf der Astoberseite inserierte Proventivknospen stärker zur Proventivtrieb Bildung als entsprechende Knospen auf der Astunterseite (epitone Förderung). Zumindest in den ersten beiden Jahren ist die Wuchsrichtung proventiver Triebe orthotrop. Sie geht in den Folgejahren in eine plagiotrope Wuchsrichtung über (KRAMPOL 1983, KRUG und SCHILL 1984, GRUBER 1987a).

Unter der Voraussetzung, daß an allen Seitentrieben eine intakte Endknospe vorhanden ist, weisen am gleichen Trieb inserierte Proventivtriebe gegenüber regulär gebildeten Trieben mindestens einen Jahrestrieb weniger auf (Abb.14a). Wird jedoch ausschließlich dieses Kriterium zur Trennung der beiden Triebarten herangezogen, so werden auch reguläre Seitenverzweigungen, die ein- oder mehrmals mit dem Längenwachstum ausgesetzt haben, fälschlicherweise den Proventivtrieben zugerechnet. Eine eindeutige Unterscheidung nach der Zahl der Jahrestriebe, insbesondere in älteren Kronenteilen ist daher nur möglich, wenn zum Beobachtungzeitpunkt proventive als auch reguläre Triebe den diesjährigen, in Nadel- und Rindenfarbe deutlich helleren Jahrestrieb aufweisen. Da einmal ausgesetzte Triebe ihr Längenwachstum nicht wieder aufnehmen (Abschn. 3.6.) kann in diesem Fall durch Differenzbildung zwischen der Jahrestriebzahl am regulären und proventiven Trieb der Austriebszeitpunkt des Proventivtriebes ermittelt werden.

Bei fehlendem diesjährigen Jahrestrieb ist die Altersbestimmung proventiver Triebe mit Hilfe der Jahrringzahl auf Grund ausfallender Jahrringe nicht möglich (KRUG und SCHILL 1984).

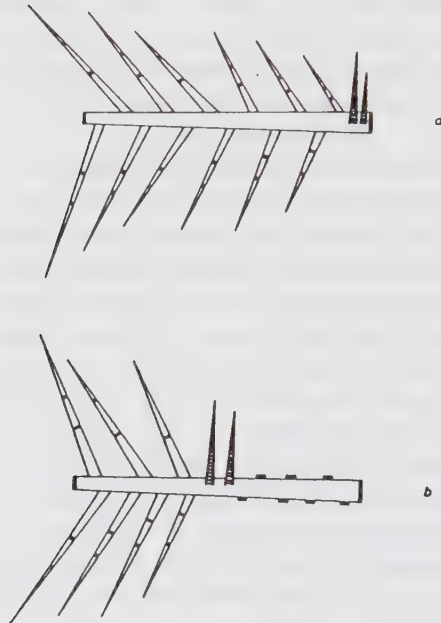
3.1.3.2. Lärche

HARTIG (1840) beschreibt die Lebensdauer von Kurztrieben mit durchschnittlich 5-6 Jahren. Nach KIRCHNER (1908) und GOEBEL (1933) werden sie danach von der Rinde überwachsen. Das Austreiben derart entstandener Proventivknospen konnte an den bis zu 10jährigen Probestämmen nicht beobachtet werden.

Im Gegensatz dazu trat nachzeitige Langtriebbildung durch das Durchtreiben von Kurztriebknospen, wenn auch nur in Einzelfällen, bei allen Probestämmen auf. Sie stellt einen Sonderfall nachzeitiger Triebbildung dar. Zwar verlängern sich die Kurztriebe jährlich um wenige Millimeter, die Streckung zum Langtrieb erfolgt jedoch spontan und im Vergleich zu den an der gleichen Triebachse inserierten regulären Trieben nachzeitig.

Diese Austriebsform ist auf Terminaltriebe und Verzweigungen 1.Ordnung beschränkt. Nachzeitige Langtriebe sind epiton gefördert und orthotrop orientiert. Da durchgetriebene Kurztriebe nur an drei- und vierjährigen Jahrestrieben auftraten, war die Altersbestimmung in jedem Fall eindeutig möglich (Abb.14b).

Abb.: 14 Nachzeitige Triebbildung; a einjähriger und zweijähriger Proventivtrieb am vierjährigen Jahrestrieb bei Fichte; b zwei einjährige durchgetriebene Kurztriebe am vierjährigen Jahrestrieb bei Lärche (= Kurztrieb)



3.1.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Nachzeitig entstandene Langtriebe zeigen bei jungen Fichten und Lärchen sowohl in Bezug auf Entstehungsart als auch auf den Entstehungsort artspezifische Unterschiede. Vorwiegend basal orientierte Proventivknospen treiben bei Fichte verspätet aus. Bei Lärche führt das Durchtreiben von Kurztriebknospen am medialen Triebabschnitt zu einer nachzeitigen Bereicherung des Verzweigungssystems.

3.2. Verteilung der Austriebs- und Verzweigungsformen am Terminaltrieb

3.2.1. Knospengröße und Knospenverteilung

Laterale Erneuerungsknospen (syn. Überwinterungsknospen) dienen im Gegensatz zur Terminalknospe nicht dem Höhenwachstum, sondern primär der Auffächerung der Krone. Dabei ist unter lateraler Erneuerungsknospe, kurz Lateralknospe, jede Knospe zu verstehen, die bei regulärer Verzweigung im Jahr x angelegt wird und im Jahr $x+1$ zu einer Seitenverzweigung erster Ordnung auswächst.

Bei Fichte und Lärche, wie bei allen Koniferen, ist das Längenwachstum der aus Lateralknospen entstehenden Triebe durch den Einfluß der akrotonen Förderung gekennzeichnet.

Im ersten Schritt sollte überprüft werden, welchen Einfluß die Akrotonie auf die Größe und Verteilung von Lateralknospen ausübt.

Dazu wurden exemplarisch im FoA Kipfenberg für beide Baumarten im November 1986 jeweils 10, etwa gleichlange, diesjährige Terminaltriebe von etwa 10jährigen Bäumen entnommen.

Jeder Terminaltrieb wurde in 10 Abschnitte gleicher relativer Länge untergliedert und auf jedem der Abschnitte wurde die Knospenzahl sowie die Länge und Breite jeder Knospe auf 0,1mm genau ermittelt.

3.2.1.1. Fichte

Wie Tab.3 und Abb.15 zeigen, folgt die Größe der Lateralknospen entlang dem Terminaltrieb bei Fichte streng dem durch akrotonen Förderung induzierten Hierarchiefälle.

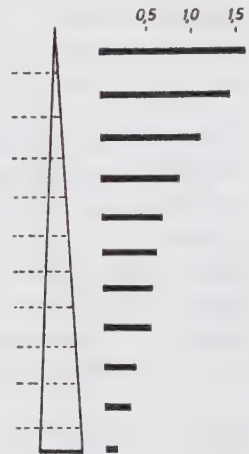
Ausgedrückt im Faktor durchschnittl. Länge x durch-

schnittl. Breite erreichen Knospen am basalnächsten Triebabschnitt nur etwa 20% des Wertes im Vergleich zu Knospen, die nahe der Terminalknospe inseriert sind. Dabei nimmt die durchschnittl. Knospenbreite basipetal stärker ab als die durchschnittl. Knospenlänge. Knospen des hier gesondert betrachteten Knospenkranzes an der Triebbasis folgen diesem Trend ebenfalls und zeigen nochmals einen deutlichen Sprung in der Größenabnahme.

Tab.3 : Mittelwerte der durchschn. Knospenlänge dL und -breite dB an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge in cm (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Fichte

	dL	dB	dLxDB	% vom höchsten Wert dLxDB
-100%	1,47	1,06	1,56	100,0
- 90%	1,43	1,04	1,49	95,5
- 80%	1,24	0,87	1,09	69,9
- 70%	1,08	0,73	0,79	50,6
- 60%	1,06	0,68	0,72	46,2
- 50%	1,04	0,65	0,68	43,6
- 40%	0,97	0,62	0,60	38,5
- 30%	0,91	0,55	0,50	32,1
- 20%	0,88	0,51	0,45	28,9
- 10%	0,71	0,41	0,29	18,7
Knospenkranz	-0,42	0,31	0,13	8,3

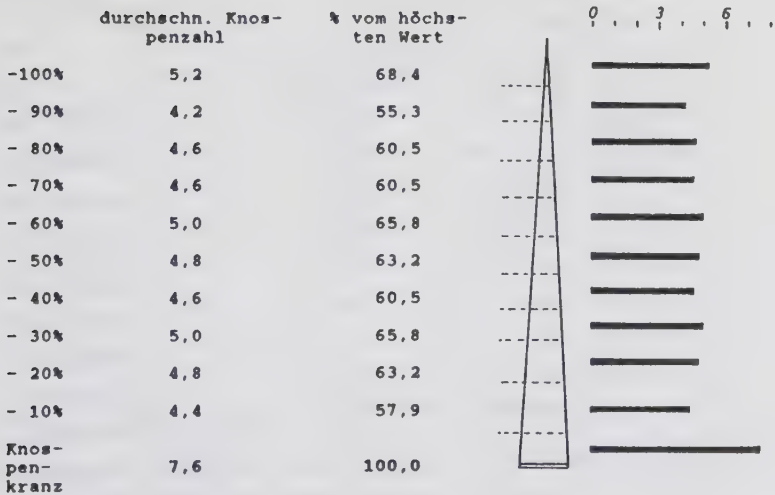
Abb.15 : Größenverhältnisse der Lateralknospen am Terminaltrieb dargestellt am Faktor dL x dB aus Tab.3



Mit Ausnahme des basalen Knospenkranzes, wo eine deutliche Häufung der Knospen auftritt, sind die Lateralknospen bei Fichte in etwa gleichmäßig über den Trieb verteilt (Tab.4, Abb.16).

Tab.4 : durchschn. Knospenzahl an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Fichte

Abb.16: durchschn. Knospenzahl aus Tab.4



3.2.1.2 Lärche

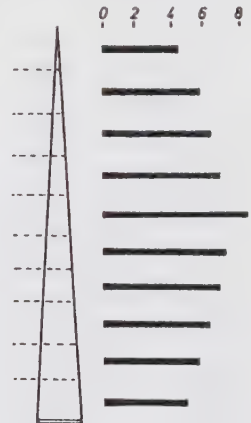
Eine akrotone Förderung der Lateralknospengröße am Terminaltrieb ist bei Lärche nicht zu erkennen (Tab.5, Abb.17).

Hier liegen die höchsten Werte der Knospengröße zwischen 50-60% der Terminaltrieblänge. Ausgehend von diesem Triebabschnitt nimmt die Knospengröße sowohl basipetal als auch akropetal kontinuierlich ab.

Tab.5 : Mittelwerte der durchschn. Knospenlänge dL und -breite dB an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge in mm (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Lärche

	dL	dB	dLxdB	% vom höchsten Wert dLxdB
-100%	2,56	1,84	4,71	56,1
- 90%	2,94	2,04	6,00	71,4
- 80%	3,00	2,12	6,36	75,7
- 70%	3,12	2,24	6,99	83,2
- 60%	3,36	2,50	8,40	100,0
- 50%	3,19	2,24	7,15	85,1
- 40%	3,15	2,21	6,96	82,9
- 30%	3,11	2,16	6,72	80,0
- 20%	3,02	2,10	6,34	75,5
- 10%	2,73	1,96	5,35	63,7

Abb.17: Größenverhältnisse der Lateralknospen am Terminaltrieb dargestellt am Faktor dLxdB aus Tab.5

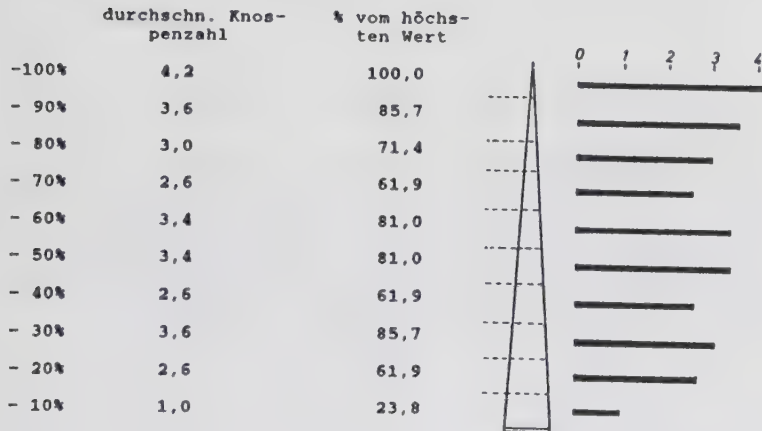


An den Triebabschnitten zwischen 10% und 90% der Terminaltrieblänge sind die Lateralknospen etwa gleichmäßig verteilt. Am terminalen Triebabschnitt zeigt sich eine deutliche Knospenhäufung. Im Gegensatz dazu ist am basa-

len Triebabschnitt die geringste Zahl von Knospen angelegt worden (Tab.6, Abb.18).

Tab.6 : durchschn. Knospenzahl an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Lärche

Abb.18: durchschn. Knospenzahl aus Tab.6



3.2.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Sowohl die Verteilung, als auch die Größenverhältnisse der Lateralknospen am Terminaltrieb zeigen im Vergleich zwischen den beiden Baumarten deutliche Unterschiede.

Während die Größe der Lateralknospen an den Terminaltrieben bei Fichte akroton gefördert ist, werden die Knospen an den mittleren Triebabschnitten bei Lärche am größten.

In Bezug auf die Knospenzahl zeigt sich bei Fichte eine deutliche Häufung an der Triebbasis. Bei Lärche findet sich am gleichen Triebabschnitt die geringste Zahl von Lateralknospen.

3.2.2. Verteilung und Häufigkeit der Lateraltriebformen

Zur Erfassung von regulären Seitenverzweigungen 1.Ordnung wurden zweijährige Terminaltriebe herangezogen. Die Quantifizierung nachzeitiger Lateraltriebe erfolgte an dreijährigen oder älteren Terminaltrieben. Sylleptische Triebe wurden nach der unter Abschn. 3.2.1. beschriebenen Methode erfaßt.

3.2.2.1. Verteilung und Häufigkeit sylleptischer Triebe

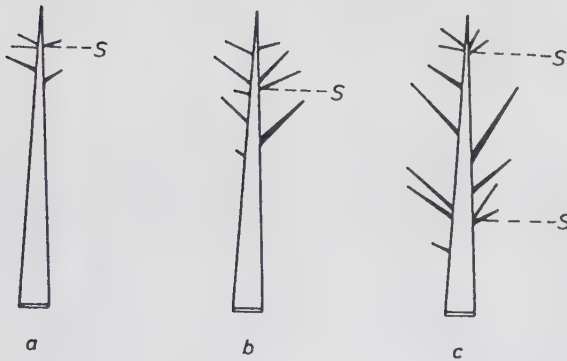
Bei beiden Baumarten war im Beobachtungszeitraum 1984-87 nur in Einzelfällen eine eindeutig proleptische Verzweigung an Terminaltrieben festzustellen. Da sylleptische Triebbildung jedoch bei Fichte wie bei Lärche häufig auftrat, wurden die Untersuchungen über vorzeitige Verzweigung auf das Phänomen der Syllepsis beschränkt.

3.2.2.1.1. Fichte

Werden nur wenige sylleptische Triebe gebildet, so sind sie im Anschluß an den subapikalen Terminaltriebabschnitt inseriert. Mit steigender Zahl sylleptischer Triebe rücken ihre Ansatzstellen basipetal vor (Abb. 19 a,b,c). Scheinquirle, d.h. die Häufung sylleptischer Lateraltriebe an einem kurzen, 1-2cm langen Terminaltriebabschnitt, treten bereits bei einer geringen Zahl sylleptischer Triebe auf.

An den letzten sylleptischen Trieb mit deutlichem Längenwachstum ($> 0,5\text{cm}$) schließen sich in vielen Fällen Lateralknospen mit einem basalen Kranz hyperplasmatischer Nadeln an.

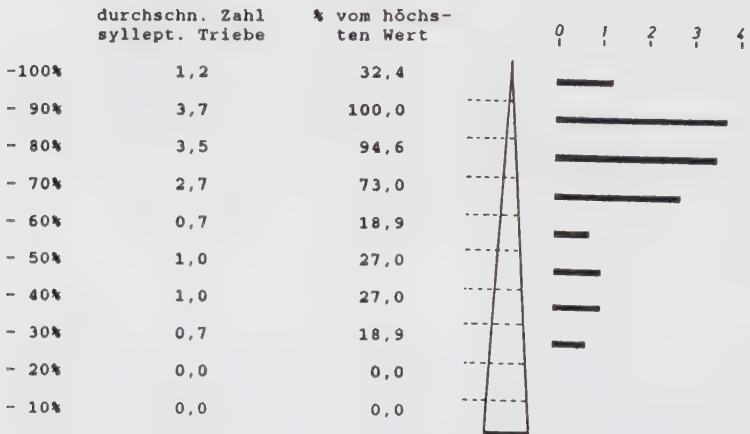
Abb.:19 Verteilung sylleptischer Triebe mit deutlichem Längenwachstum ($> 0,5\text{cm}$) am einjährigen Terminaltrieb bei Fichte; a bei schwacher, b bei mittlerer, c bei starker Syllepsis; (S Scheinquirl)



Berechnet als Mittelwert aus zehn Terminaltrieben liegt die größte Häufigkeit sylleptischer Triebe zwischen 80-90% der Gesamtrieblänge (Tab.7, Abb.20). Sie nimmt basipetal ab. Die basisnächsten Triebabschnitte (0-20%) sind frei von sylleptischen Trieben.

Tab.:7 durchschn. Zahl
syll. Triebe an
den Terminaltrieb-
abschnitten glei-
cher rel.Länge
(errechnet aus 10
Terminaltrieben)
bei Fichte

Abb.:20 durchschn. Zahl
syll. Triebe aus
Tab.7

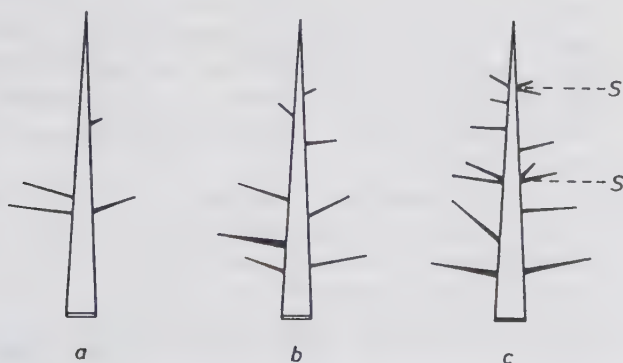


3.2.2.1.2. Lärche

Die Zahl der sylleptischen Triebe beeinflusst deutlich deren Verteilung am Terminaltrieb.

Werden nur wenige sylleptische Triebe gebildet, so sind sie i.d.R. an der unteren Hälfte des Triebes angeordnet (Abb.21a). Mit zunehmender Zahl liegen ihre Insertionsstellen näher zur Triebbasis und -spitze hin (Abb.21b). Treten mehr als etwa 10 sylleptische Triebe pro Terminaltrieb auf, werden häufig Scheinquirle ausgebildet (Abb.21c).

Abb.:21 Verteilung sylleptischer Triebe mit deutlichem Längenwachstum ($> 0,5\text{cm}$) am einjährigen Terminaltrieb bei Lärche; a bei starker, b bei mittlerer, c bei starker Syllepsis; (S Scheinquirl)

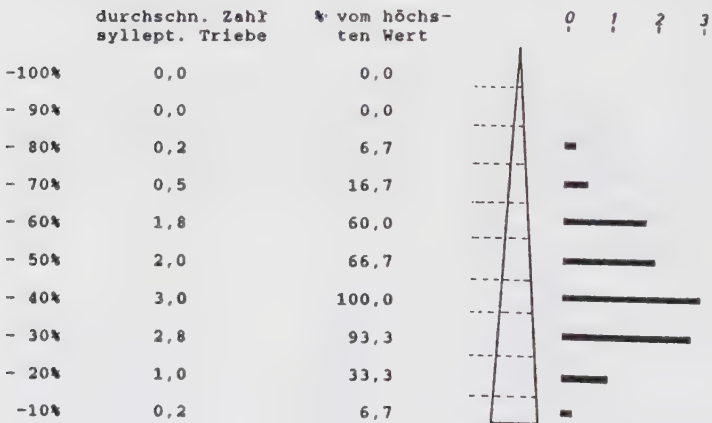


An den distalsten sylleptischen Trieb mit klarem Längenwachstum ($> 0,5\text{cm}$) schließen sich in allen drei Fällen zur Triebspitze hin schwache sylleptische Triebbildungen (vgl. Abb.9) an.

Die größte Häufigkeit sylleptischer Triebe liegt bei 40% der Terminaltrieblänge (Tab.8, Abb.22). Sowohl basi- als auch akropetal nimmt ihre Zahl ab. Der oberste Triebabschnitt ist frei von sylleptischen Trieben.

Tab.:8 durchschn. Zahl
syll. Triebe an
den Terminaltrieb-
abschnitten glei-
cher rel. Länge
(errechnet aus 10
Terminaltrieben)
bei Lärche

Abb.:22 durchschn. Zahl
syll. Triebe aus
Tab.8



3.2.2.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Sylleptische Triebe entstehen bei beiden Baumarten an bevorzugten Terminaltriebabschnitten. Die größte Häufigkeit liegt bei Fichte auf der distalen, bei Lärche auf der proximalen Triebhälfte.

Nimmt die Zahl der sylleptischen Triebe zu, kommen bei Fichte neue Insertionsstellen in basipetaler Richtung, bei Lärche in basi- und akropetaler Richtung hinzu.

3.2.2.2. Verteilung und Häufigkeit regulärer Triebe

Reguläre Lateraltriebe entstehen im Jahr $x+1$ aus im Jahr x angelegten Lateralknospen.

Generell ist die Zahl der regulären Lateraltriebe je Jahrestrieb durch die Zahl der angelegten Knospen begrenzt. Je mehr Lateralmeristeme jedoch zu sylleptischen Verzweigungen auswachsen, desto weniger Knospen stehen im folgenden Jahr für die regulären Verzweigungen zur Verfügung.

3.2.2.2.1. Fichte

Traten im Vorjahr keine sylleptischen Triebe auf, so sind die regulären Lateraltriebe regelmäßig über den Jahrestrieb verteilt. Mit Ausnahme des basalen Knospenkranzes, bei dem sich nur bei der Hälfte der untersuchten Terminaltriebe Lateraltriebe gebildet hatten, entwickelten sich alle übrigen Knospen stets zu regulären Lateraltrieben weiter.

Aus diesem Grund entspricht die durchschnittliche Zahl regulärer Triebe an den Terminaltriebabschnitten der in Tab.4 und Abb.16 dargestellten Knospenzahl. Lediglich am basalen Knospenkranz liegt die durchschnittliche Zahl der Knospen (7,6) deutlich über der Zahl der regulären Lateraltriebe (1,6).

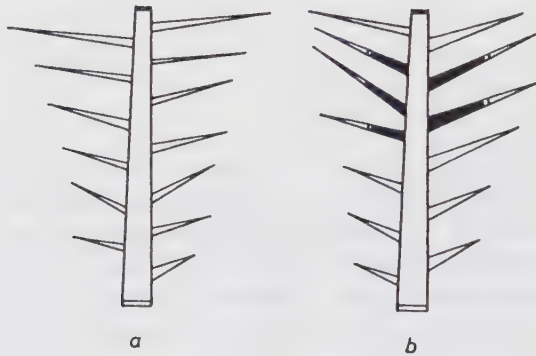
Wurden im Vorjahr sylleptische Triebe gebildet, so folgen am Terminaltrieb in der Regel auf einen subapikalen Abschnitt mit regulären Lateraltrieben ein bis mehrere Abschnitte mit rein sylleptischer Verzweigung. Basipetal schließt sich daran, je nach Intensität der Syllepsis ein kürzeres oder längeres Terminaltriebstück mit wiederum rein regulärer Verzweigung an (Abb.23b).

In Einzelfällen kann es zur Vermischung sylleptischer und

regulärer Terminaltriebabschnitte kommen. Zwischen Lateraltrieben sylleptischen Ursprungs sind dann vereinzelt reguläre Triebe angeordnet.

Alle sylleptischen Triebe aus dem Jahr x setzen ihr Längenwachstum im Jahr $x+1$ mit regulären Jahrestrieben fort.

Abb.:23 Verteilung regulärer (a,b) und sylleptischer (b) Lateraltriebe am zweijährigen Terminaltrieb bei Fichte

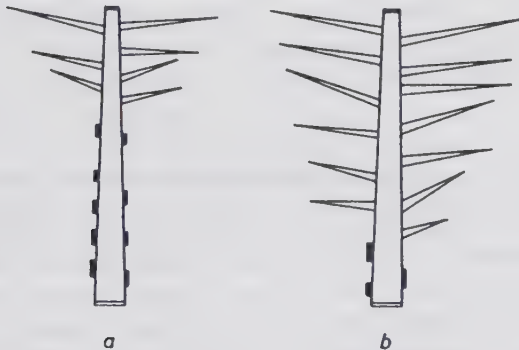


3.2.2.2.2. Lärche

Reguläre Lateraltriebbildung setzt im subapikalen Terminaltriebbereich ein. Mit zunehmender Zahl regulärer Triebe dehnt sich dieser Bereich basipetal aus.

Bis auf einen mit Kurztrieben besetzten basalen Triebabschnitt sind die regulären Langtriebe regelmäßig über den Terminaltrieb verteilt. Zumeist treiben alle Knospen dieses Abschnittes zu regulären Langtrieben aus (Abb.24a,b). Bis zur Triebbasis schließt sich ein mit Kurztrieben besetzter Terminaltriebabschnitt an.

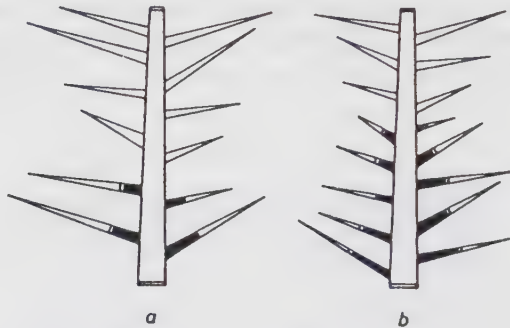
Abb.: 24 Verteilung regulärer Lateraltriebe an einem zweijährigen Terminaltrieb bei Lärche (a schwache, b starke Lateralbildung; — Kurztrieb)



Tritt Syllepsis auf, so sind im nachfolgenden Jahr am Terminaltrieb die Abschnitte sylleptischer und regulärer Lateraltriebbildung in der Regel streng voneinander getrennt, obwohl im Bereich der sylleptischen Verzweigung Knospen zur Ausbildung regulärer Triebe vorhanden wären (Abb.:25a,b). Die Länge des mit regulären Trieben besetzten Terminaltriebabschnittes ist von der Zahl der im

vorigen Jahr gebildeten sylleptischen Triebe abhängig.
 Alle sylleptischen Triebe setzen ihr Längenwachstum im Folgejahr fort.

Abb.:25 Verteilung regulärer und sylleptischer Lateraltriebe an einem zweijährigen Terminaltrieb bei Lärche (a bei schwacher b bei starker Syllepsis)



3.2.2.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Werden am Terminaltrieb ausschließlich reguläre Triebe ausgebildet, so treiben bei Fichte stets alle Lateralknospen aus (Ausnahme: Knospen des basalen Knospenkranzes). Bei Lärche folgt auf einen regulär verzweigten Terminaltriebabschnitt basipetal ein mit Kurztrieben besetzter Triebabschnitt.

Sylleptische und reguläre Verzweigungen liegen bei beiden Baumarten auf deutlich voneinander abgegrenzten Triebabschnitten. Dabei folgt bei Fichte auf eine meist sehr kurze, subapikale Region mit regulärer Triebbildung ein Abschnitt mit sylleptischer Verzweigung, an den sich basipetal wiederum reguläre Lateraltriebe anschließen. Bei Lärche wird die reguläre Verzweigung des Terminaltriebes basipetal durch sylleptische Lateraltriebe fortgesetzt.

3.2.2.3. Verteilung und Häufigkeit nachzeitiger Triebe

Proventivtriebe bei Fichte und aus Kurztriebknospen entstandene Langtriebe bei Lärche, können nur aus nach sylleptischer und regulärer Triebbildung verbliebenen Knospen entstehen. Nachzeitige Triebe werden in jedem Fall frühestens an dreijährigen Trieben gebildet.

3.2.2.3.1. Fichte

Proventive Knospenreserven stehen nur im Bereich des basalen Knospenkranzes zur Verfügung (vgl. Abschn. 3.2.2.2.1.).

An keinem der untersuchten dreijährigen Terminaltriebe waren nachzeitig Proventivtriebe gebildet worden.

Bei 30 zusätzlich aufgenommenen, etwa 10jährige Fichten aus dem FoA Kipfenberg konnte ebenfalls an keinem der drei- bis siebenjährigen Terminaltriebe proventive Triebbildung festgestellt werden.

Lediglich an einer stark geschädigten, aus anderen Gründen entnommenen, etwa 20jährigen Fichte aus dem FoA Bodenmais, waren am siebenjährigen Terminaltrieb zwei einjährige nachzeitige Triebe entstanden (Abb.26a).

3.2.2.3.2. Lärche

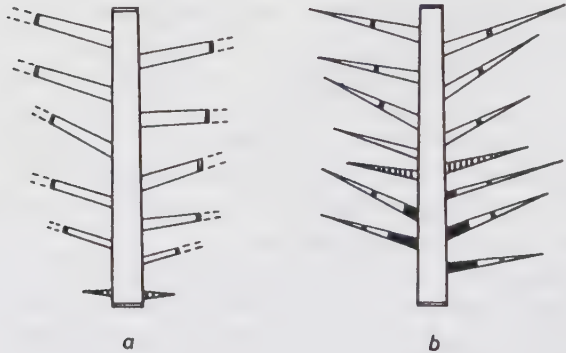
Nachzeitige Triebe entstehen entweder am Übergang zwischen regulärer und sylleptischer Verzweigung (Abb.26b), oder sie folgen bei fehlender Syllepsis direkt auf den letzten regulären Lateraltrieb. Obwohl im Anschluß an den proximalsten sylleptischen Trieb zur Terminaltriebasis hin zumeist noch mehrere Kurztriebe inseriert sind, treiben diese nicht zu Langtrieben durch.

Von den 30 drei- bis fünfjährigen Terminaltrieben

(10/Altersstufe) wiesen nur 7 nachzeitige Triebe auf. Es wurden in keinem Fall mehr als 2 nachzeitige Triebe je Jahrestrieb gebildet.

Ein Zusammenhang zwischen dem Alter des Terminaltriebes und der Neigung zur nachzeitigen Triebbildung ist nicht nachweisbar.

- Abb.:26 a: Verteilung regulärer und nachzeitiger Lateraltriebe am siebenjährigen Terminaltrieb bei Fichte
 b: Verteilung regulärer, sylleptischer und nachzeitiger Lateraltriebe am dreijährigen Terminaltrieb bei Lärche



3.2.2.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Nachzeitige Verzweigung des Terminaltriebes spielt bei beiden Baumarten eine untergeordnete Rolle.

Die geringe Häufigkeit dieser Triebe, wie auch die Ansatzstellen am Terminaltrieb deuten auf einen starken Einfluß der akrotonen Förderung hin.

3.3. Verteilung der Austriebs- und Verzweigungsformen an Seitenverzweigungen

Die Verteilungsmuster sylleptischer, regulärer und nachzeitiger Verzweigungen an Seitenverzweigungen erster und höherer Ordnung folgen in den meisten Fällen den, unter 3.2.2. beschriebenen Verhältnissen an Gipfeltrieben. Aus diesem Grund wurde im folgenden auf eine getrennte Ergebnisdarstellung nach Baumarten verzichtet.

Neben dem Austriebsverhalten der Triebe verschiedener Ordnungen, steht hier insbesondere der Einfluß der Position in der Gesamtkrone auf die Triebbildung im Vordergrund.

Dazu wurde an den Prohebäumen eine Totalaufnahme aller bis zum Alter 7 gebildeten Triebe durchgeführt.

3.3.1. Knospengröße und Knospenverteilung

Die Größe und Verteilung der Knospen an einjährigen Jahrestrieben wurden an beiden Baumarten durch folgendes Stichprobenverfahren ermittelt.

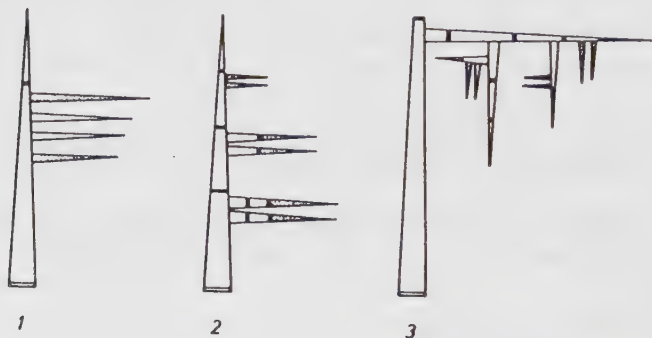
Untersuchungsziel

Stichprobe

1. Einfluß der Astansatzstelle am Terminaltrieb (Abb. 27-1)
2. Einfluß des Astalters (Abb. 27-2)
3. Einfluß der Verzweigungsordnung (Abb. 27-3)

- am 2jährigen Terminaltrieb basipetal jeden 3. Lateraltrieb
- je Astalter von den 2 stärksten Lateraltrieben den Jahrestrieb 1. Ordnung
- am 6jährigen Terminaltrieb von den 2 stärksten Lateraltrieben je Verzweigungsordnung 2 Jahrestriebe

Abb.:27 Schematische Darstellung des verwendeten Stichprobenverfahrens zur Ermittlung der Knospengröße und -verteilung in Abhängigkeit von der Kronenposition ( untersuchter Jahrestrieb)



Für alle drei untersuchten Kriterien zeigten sich bei Fichte und Lärche sehr ähnliche Ergebnisse.

Die mittlere Knospengröße je Jahrestrieb (durchschnittl. Knospenlänge x durchschnittl. Knospenbreite) am proximalsten Lateraltrieb erreicht nur rund 25% des Wertes von Knospen am distalsten Lateraltrieb. Die Zahl der pro Jahrestrieb gebildeten Knospen geht dabei auf etwa 50% zurück (vgl. Abb. 27-1).

Am einjährigen Jahrestrieb 1. Ordnung werden Knospen an 6 Jahre alten Ästen nur etwa halb so groß, wie entsprechende Knospen an zwei Jahre alten Ästen. Die Knospenzahl verringert sich ebenfalls auf die Hälfte (vgl. Abb. 27-2).

Bei Fichte werden nur bis zur Verzweigung 3. Ordnung Seitenknospen angelegt. Sie erreichen nur etwa 15% der Größe von Knospen an Verzweigungen 1. Ordnung. Die Knospenzahl nimmt gleichzeitig um 75% ab.

Knospengröße und Knospenzahl gehen bei Lärche an Verzweigungen 4. Ordnung auf 25% des Wertes von Verzweigungen

1.Ordnung zurück (Tab.9).

Tab.:9 Prozentuale Knospengröße (Kg) und -zahl (Kz) an Verzweigungen 1.-4.Ordnung bei Fichte und Lärche

Verzweig. Ordnung	Fichte		Lärche	
	Kg	Kz	Kg	Kz
1.Ordn.	100%	100%	100%	100%
2.Ordn.	72%	54%	78%	64%
3.Ordn.	15%	25%	45%	39%
4.Ordn.	0%	0%	25%	25%

3.3.2. Verteilung sylleptischer Triebe

Vorzeitige Verzweigung in Form der proleptischen Triebbildung an Seitenverzweigungen erster und höherer Ordnung trat bei beiden Baumarten nur in Einzelfällen auf. Sie wurde bei der Analyse des Kronenaufbaues nicht weiter berücksichtigt.

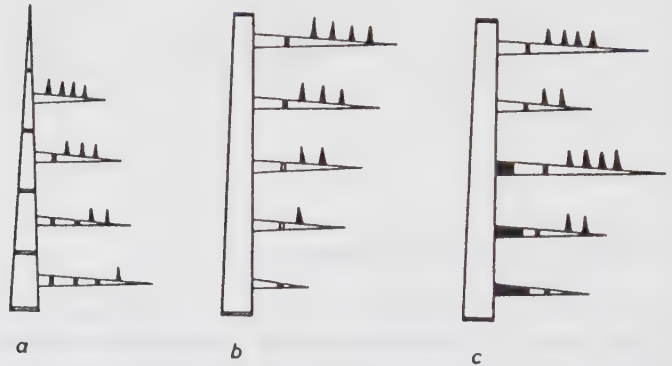
Demgegenüber ist sylleptische Triebbildung an Seitenverzweigungen 1.Ordnung bei Lärche häufig, bleibt jedoch auf diese Triebordnung beschränkt. Sie unterliegt einem durch akrotonie Förderung induzierten Hierarchiegefälle. Die Zahl der je Jahrestrieb gebildeten sylleptischen Triebe nimmt mit steigendem Astalter ab (Abb.28a). An fünfjährigen und älteren Ästen bleibt sylleptische Verzweigung am diesjährigen Jahrestrieb aus.

Innerhalb eines Terminaltriebes geht die Sylleptishäufigkeit vom distalsten Lateraltrieb 1.Ordnung basipetal zurück. An proximalen Lateraltrieben werden zumeist keine sylleptischen Triebe mehr ausgebildet (Abb.28b).

An Lateraltrieben, die durch sylleptische Verzweigung des Terminaltriebes entstanden sind, steigt die Zahl der sylleptischen Triebe gegenüber den direkt oberhalb angren-

zenden regulären Trieben zunächst an und nimmt anschließend basipetal wiederum ab (Abb.28c).

Abb.:28 Verteilung sylleptischer Triebe an Seitenverzweigungen 1.Ordnung bei Lärche
 a: Abhängigkeit vom Astalter
 b: Abhängigkeit von der Position des Lateraltriebes am Terminaltrieb
 c: Einfluß der Terminaltriebsyllepsis



Sylleptische Verzweigung von Trieben erster und höherer Ordnung konnte bei Fichte nicht beobachtet werden.

3.3.3. Verteilung regulärer Triebe

Die Verteilung regulärer Triebe im Baum verläuft analog zu den für Knospen beschriebenen Verhältnissen.

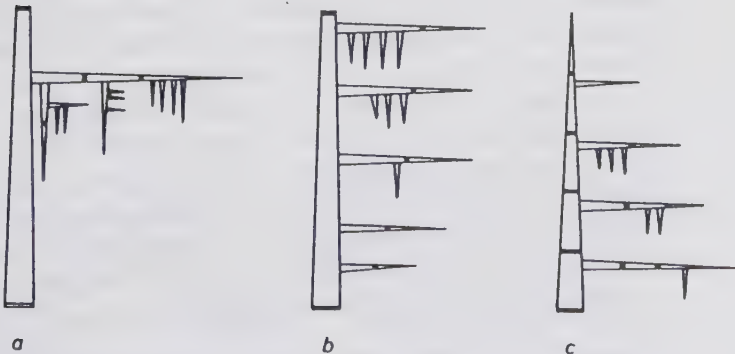
Nur bei Lärche wird im Fall sylleptischer Triebbildung an Verzweigungen 1.Ordnung die Zahl regulärer Triebe je Jahrestrieb durch die vorweggenommene Triebentwicklung beeinflusst.

Beide Baumarten bilden bis zum Alter 7 bei Langtrieben maximal vier Verzweigungsordnungen aus. Dabei nimmt die Zahl seitlicher Verzweigungen mit steigender Ordnungszahl ab (Abb.29a). Bei Lärche treiben die für Verzweigungen 5.Ordnung angelegten Knospen nicht mehr zu Langtrieben, sondern nur noch zu Kurztrieben aus.

Die proximalen Langtriebe 1.Ordnung am Terminaltrieb weisen bei Lärche zumeist nur Kurztriebe auf, bei Fichte bleiben sie i.d.R. unverzweigt. Akropetal nimmt die Zahl seitlicher Verzweigungen zu (Abb.29b).

Ältere Lateraltriebe 1.Ordnung weisen am zweijährigen Jahrestrieb weniger Seitenverzweigungen auf als jüngere (Abb.29c).

Abb.29 Verteilung regulärer Triebe an Verzweigungen 1. und höherer Ordnung bei Fichte und Lärche
a: Abhängigkeit von der Ordnungszahl
b: Abhängigkeit vom der Position des Lateraltriebes am Terminaltrieb
c: Abhängigkeit vom Astalter



3.3.4 Verteilung nachzeitiger Triebe

Nachzeitige Proventivtriebe entstehen bei Fichte vorwiegend aus den auf der Astoberseite gelegenen Knospen des basalen Knospenkranzes frühestens im Jahr $x+2$ nach ihrer Anlage (vgl. Abb. 14).

Der Anteil proventiv gebildeter Triebe bei Altfichten kann bis zu 95,9% an der gesamten lebenden Krone betragen (GRUBER 1987a). KRUG und SCHILL (1984) fanden bei Jungfichten aus dem FoA Bodenmais eine deutlich geringere Zahl von Proventivtrieben. Sie konnten einen Rückgang der Zahl proventiver Triebe mit steigender Verzweigungsordnung nachweisen.

An den untersuchten, ca. 10jährigen Probestäumen aus dem FoA Kipfenberg traten nur in wenigen Fällen Proventivtriebe an Seitenverzweigungen 1. Ordnung auf. Sie blieben auf diese Verzweigungsordnung beschränkt. Ein Zusammenhang zwischen dem Triebalter des regulären Jahrestriebes und der Proventivtriebhäufigkeit war nicht erkennbar.

Durchgetriebene Kurztriebe waren bei Lärche vereinzelt ebenfalls nur an Verzweigungen 1. Ordnung entstanden. Sie traten immer im Anschluß an den mit regulären Langtrieben besetzten Triebteil auf. Die maximale Lebensdauer der Kurztriebe an den rund 10jährigen Probestäumen betrug 5 Jahre. HARTIG (1840) nennt eine Obergrenze von 20-30 Jahren mit einem Mittelwert von 5-6 Jahren. Zum Untersuchungszeitpunkt (1986) war der älteste Kurztrieb aus dem in diesem Jahr ein nachzeitiger Langtrieb hervorgegangen war 4jährig. Die Häufigkeit des Durchtreibens von Kurztrieben ist von ihrem Alter unabhängig.

Nachzeitige Triebbildung hat an den untersuchten Probestäumen für den Aufbau der Gesamtkrone bei Fichte und Lärche keine Bedeutung.

3.4. Längenentwicklung der Austriebs- und Verzweigungsformen im Jahr ihrer Entstehung

Für den Aufbau der Krone ist die Verteilung der Triebe am Sproß von großer Bedeutung. Daneben spielt aber auch ihr Längenwachstum eine entscheidende Rolle.

Zunächst soll die Längenentwicklung der verschiedenen Triebformen im Jahr ihres Austriebes betrachtet werden.

3.4.1. Längenentwicklung sylleptischer Triebe

Die ersten Stadien sylleptischer Triebbildung (vgl. Abb. 7, 9) sind an der sich streckenden Mutterachse bei beiden Baumarten etwa vier Wochen nach Vegetationsbeginn zu beobachten. Nach weiteren 2-3 Wochen setzt das Längenwachstum zunächst an den basisnächsten sylleptischen Trieben ein und greift anschließend auf die distal folgenden über.

3.4.1.1. Fichte

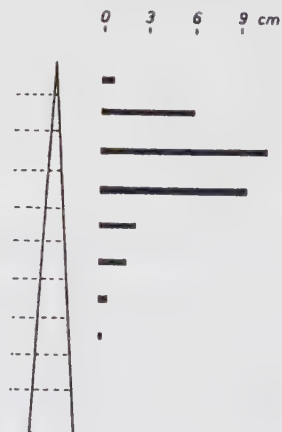
Wie Tab.10 und Abb.30 zeigen werden sylleptische Triebe, die bei 70-80% der Terminaltrieblänge inseriert sind, am längsten. Sowohl basi- als auch akropetal nimmt die Triebblänge ab.

Maximal erreichten sylleptisch entstandene Triebe eine Länge von 30cm.

Tab.:10 durchschn. Länge syl-
lept. Triebe an den
Terminaltriebabschnit-
ten gleicher relativer
relativer Länge
(errechnet aus 10
Terminaltrieben)
bei Fichte

	durchschn. Länge in cm	% vom höchst- ten Wert
-100%	0,7	6,4
- 90%	6,0	54,5
- 80%	11,0	100,0
- 70%	10,2	92,7
- 60%	2,3	20,9
- 50%	1,9	17,3
- 40%	0,6	5,5
- 30%	0,3	2,7
- 20%	0,0	0,0
- 10%	0,0	0,0

Abb.:30 durchschn. Länge
syllept. Triebe
aus Tab.10



3.4.1.2. Lärche

Die größten Triebblängen erreichen sylleptische Triebe am proximalen Terminaltriebabschnitt. Akropetal nimmt die Triebblänge kontinuierlich ab (Tab.11, Abb.31).

Gegenüber diesen aus 10 Terminaltrieben berechneten Mittelwerten, war in zwei Fällen zu beobachten, daß sylleptische Triebe am proximalen Terminaltriebabschnitt kürzer waren, als am akropetal anschließenden.

Sylleptische Triebe an Lateraltrieben 1.Ordnung nehmen ebenfalls zur Triebbasis hin an Länge ab. Sie bleiben jedoch mit maximal 12cm Länge deutlich kürzer, als sylleptische Triebe am Terminaltrieb (maximal 38cm).

Tab.:11 durchschn. Länge syllept. Triebe an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge
(errechnet aus 10 Terminaltrieben)
bei Lärche

Abb.:31 durchschn. Länge syllept. Triebe aus Tab.11

	durchschn. Länge in cm	% vom höch- sten Wert
-100%	0,0	0,0
- 90%	0,0	0,0
- 80%	3,5	32,5
- 70%	3,7	34,5
- 60%	3,8	35,2
- 50%	4,1	38,7
- 40%	6,1	57,5
- 30%	8,5	78,9
- 20%	10,7	99,8
- 10%	10,8	100,0



3.4.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Das Längenwachstum sylleptischer Triebe ist bei Fichte akroton gefördert. Allerdings findet die stärkste Förderung nicht unmittelbar unterhalb der Terminalknospe statt. Die Längenabnahme im subapikalen Terminaltriebbereich ist vermutlich durch die generell zum Ende der Wachstumsperiode verlangsamte Triebstreckung, dieser zuletzt vorzeitig entstandenen Triebe erklärbar.

Sylleptische Triebe am Terminaltrieb sowie an Lateraltrieben 1.Ordnung unterliegen bei Lärche einer basitonen Förderung.

3.4.2. Längenentwicklung regulärer Triebe

Im Längenwachstum regulärer Triebe bestehen zwischen Fichte und Lärche deutliche Unterschiede. Das gilt gleichermaßen für die Wachstumsgeschwindigkeit wie für die Wachstumsdauer (vgl. Abb.12, 13)

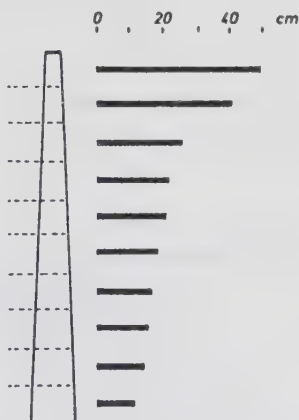
3.4.2.1. Fichte

Das Wachstum reguläre Lateraltriebe am Terminaltrieb unterliegt dem Einfluß der Akrotonie. Es nimmt von der Triebspitze zur Basis hin kontinuierlich ab. Die basisnahen Lateraltriebe werden nur etwa ein Viertel so lang wie die distalsten (Tab.12, Abb.32).

Tab.:12 durchschn. Länge regulärer Lateraltriebe an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Fichte

	durchschn. Länge in cm	% vom höchsten Wert
-100%	49,9	100,0
- 90%	40,1	80,4
- 80%	26,3	52,7
- 70%	21,4	42,9
- 60%	20,2	40,5
- 50%	18,0	36,1
- 40%	15,7	31,5
- 30%	15,3	30,7
- 20%	14,7	29,7
- 10%	12,2	24,4

Abb.:32 durchschn. Länge regulärer Lateraltriebe aus Tab.8



Die Jahrestriebe von Seitenverzweigungen erster und höherer Ordnung zeigen das gleiche Muster der Längenentwicklung. Die absolute Trieblänge nimmt allerdings mit steigender Verzweigungsordnung und zunehmendem Astalter ab. Gleichaltrige Seitenverzweigungen 4.Ordnung sind höchstens noch ein Viertel so lang wie Seitenverzweigungen 1.Ordnung.

Der Jahrestrieb 1986 war an sechsjährigen Lateraltrieben 1.Ordnung nur etwa halb so lang wie an einjährigen Trieben gleicher Ordnung.

3.4.2.2. Lärche

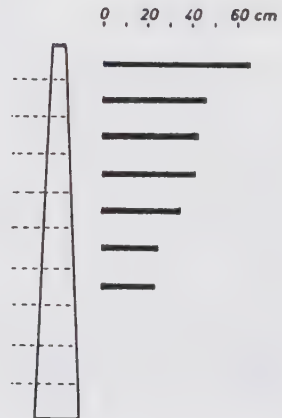
Auch bei Lärche bestimmt akrotone Förderung in allen Kronenteilen das Längenwachstum regulärer Triebe. Am Terminaltrieb erreichen die proximale Lateraltriebe 1.Ordnung etwa ein Drittel der Länge der distalen (Tab.13, Abb.33). Längenabnahmen gleicher Größenordnung sind beim Vergleich der Trieblänge von Seitenverzweigungen 1.Ordnung mit Seitenverzweigungen 4.Ordnung festzustellen.

An einjährigen Lateraltrieben 1.Ordnung war der Jahrestrieb 1986 etwa doppelt so lang wie an sechsjährigen.

Tab.13 durchschn. Länge regulärer Lateraltriebe an den Terminaltriebabschnitten gleicher relativer Länge (errechnet aus 10 Terminaltrieben) bei Lärche

	durchschn. Länge in cm	% vom höchsten Wert
-100%	65,7	100,0
- 90%	48,2	73,4
- 80%	43,7	66,5
- 70%	42,5	64,7
- 60%	36,0	54,8
- 50%	26,6	40,5
- 40%	24,0	36,5
- 30%	0,0	0,0
- 20%	0,0	0,0
- 10%	0,0	0,0

Abb.33 durchschn. Länge regulärer Lateraltriebe aus Tab.13



3.4.2.3. Vergleich zwische Fichte und Lärche

Während bei Fichte i.d.R. alle Seitenknospen zu regulären Langtrieben austreiben, werden bei Lärche um unteren Triebabschnitt zumeist nur Kurztriebe gebildet.

Bei beiden Baumarten ist das Längenwachstum regulärer Verzweigungen in der gesamten Krone akroton gefördert.

3.4.3. Längenentwicklung nachzeitiger Triebe

Nachzeitige Triebe beginnen sich bei beiden Baumarten nahezu zeitgleich mit regulären Trieben zu strecken.

3.4.3.1. Fichte

Die Länge proventiver Triebe an Verzweigungen 1.Ordnung wird durch das Alter des Jahrestriebes, an dem sie entstehen nicht beeinflusst. So sind beispielsweise einjährige Proventivtriebe am sieben- und dreijährigen Jahrestrieb des gleichen Astes gleich lang.

Im allgemeinen weisen Proventivtriebe einen ähnlichen Längenzuwachs auf (ca. 10cm) wie reguläre Verzweigungen 3. oder 4.Ordnung. KRUG und SCHILL (1984) berichten über gleiche Verhältnisse an Jungfichten aus dem FoA Bodenmais.

Trat mehr als ein Proventivtrieb an der Basis des Jahrestriebes auf, so waren sie untereinander etwa gleich lang ($\pm 2-3\text{cm}$).

3.4.3.2. Lärche

Zu Langtrieben durchgetriebene Kurztriebe an drei- oder vierjährigen Jahrestrieben 1.Ordnung erreichen in etwa

die gleiche Länge (ca. 15cm).

Sie werden im Mittel so lang wie Verzweigungen 3.Ordnung.

3.4.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Nachzeitige Triebe entwickeln sich bei beiden Baumarten unabhängig von akrotoner Förderung. Im ersten Jahr entspricht ihre Länge jener von regulär gebildeten Verzweigungen 3. bis 4.Ordnung.

3.5. Längenentwicklung der Austriebs- und Verzweigungsformen in den Folgejahren

Sylleptische wie nachzeitige Triebe setzten ihr Wachstum in den folgenden Jahren durch reguläre Triebe fort.

In weiteren Aufnahmen wurde untersucht, ob sich Lateraltriebe sylleptischen bzw. nachzeitigen Ursprungs gegenüber regulär entstandenen Trieben in ihrem weiteren Längenwachstum unterschiedlich verhalten.

Anders als bisher werden hier die Ergebnisse für einen Probebaum exemplarisch aufgeführt.

3.5.1. Längenentwicklung sylleptischer Triebe

Wie in Abschn. 3.4.1. herausgestellt, sind sylleptische Triebe im Jahr ihrer Entstehung bei Fichte akroton, bei Lärche basiton gefördert. Anhand von Untersuchungen an Lateraltrieben 1.Ordnung von zwei- bis vierjährigen Terminaltrieben war zu klären, welchen Einfluß das weitere

Längenwachstum von Trieben sylleptischen Ursprungs auf diese Förderungsverhältnisse hat.

3.5.1.1. Fichte

Bereits die am zweijährigen Terminaltrieb subapikal angelegten regulären Lateraltriebe übertreffen die basipetal angrenzenden Lateraltriebe sylleptischen Ursprungs erheblich an Länge. Die stärkere Streckung der Regulärtriebe überkompensiert dabei den Längenvorsprung sylleptisch entstandener Triebe. Zur Triebbasis hin nimmt die Lateraltrieblänge kontinuierlich ab (Tab.14, Abb.34).

Tab.:14 durchschnittliche Längen (in cm) sylleptischer (Ls) und regulärer (Lr) Jahrestriebe 1.Ordnung bei Fichte (zweijähriger Terminaltrieb; untergliedert in 10 Abschnitte gleicher rel. Länge)

	Lr 1987	Ls 1986	Summe Lr+Ls	% vom höchsten Wert (Lr+Ls)
-100%	32,2	0,0	32,2	100,0
- 90%	27,5	3,5	31,0	96,2
- 80%	19,4	3,2	22,6	70,2
- 70%	14,3	0,0	14,3	44,4
- 60%	12,2	0,0	12,2	37,9
- 50%	11,3	0,0	11,3	35,1
- 40%	11,0	0,0	11,0	34,2
- 30%	9,5	0,0	9,5	29,5
- 20%	8,8	0,0	8,8	27,3
- 10%	7,8	0,0	7,8	24,2

Lateraltriebe am vierjährigen Terminaltrieb haben bei ungestörtem Wachstum drei reguläre Jahrestriebe gebildet. Waren sie sylleptischen Ursprungs, so weisen sie einen vierten Jahrestrieb auf.

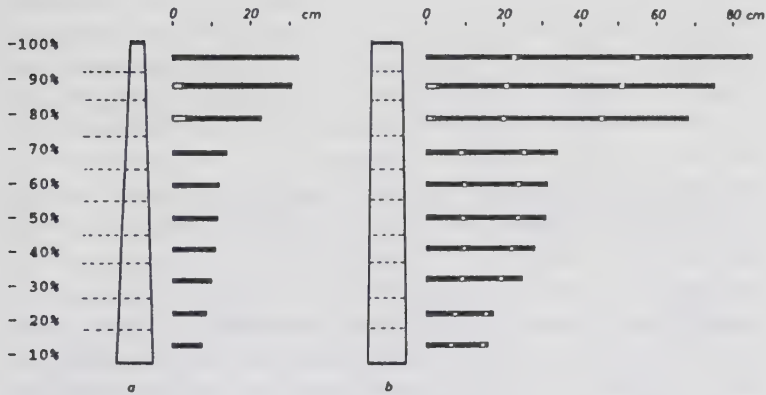
Wie bereits am zweijährigen Terminaltrieb zeigt sich auch hier am vierjährigen Terminaltrieb die basipetale Längenabnahme der Seitenverzweigungen 1.Ordnung (Tab. 15, Abb. 34). Sylleptisch entstandene Lateraltriebe beeinflussen dieses Hierarchiegefälle nicht.

Tab.:15 durchschnittliche Längen (in cm) sylleptischer (Ls) und regulärer (Lr) Jahrestriebe 1.Ordnung bei Fichte (vierjähriger Terminaltrieb; untergliedert in 10 Abschnitte gleicher rel. Länge)

	Lr 1987	Lr 1986	Lr 1985	Ls 1984	Summe Länge	% vom höchsten Wert (Su. Länge)
-100%	29,0	32,7	23,3	0,0	85,0	100,0
- 90%	24,0	28,0	20,0	3,0	75,0	88,2
- 80%	23,5	25,5	18,5	2,0	69,5	81,8
- 70%	10,0	14,5	9,5	0,0	34,0	40,0
- 60%	9,5	12,0	10,5	0,0	32,0	37,6
- 50%	8,6	12,3	10,0	0,0	30,9	36,4
- 40%	6,5	12,0	10,0	0,0	28,5	33,5
- 30%	5,5	10,0	10,0	0,0	25,5	30,0
- 20%	1,5	8,5	8,5	0,0	18,5	21,8
- 10%	1,0	8,0	7,5	0,0	16,5	20,1

Hier nicht gesondert dargestellte, zweijährige Lateraltriebe am dreijährigen Terminaltrieb, folgen dem gleichen Trend.

Abb.:34 Trieblängen (in cm) regulär und sylleptisch entstandener Lateraltriebe 1.Ordnung am zweijährigen (a) und vierjährigen (b) Terminaltrieb bei Fichte



Zeichenerklärung: s sylleptisch, r regulär entstandener Trieb
1984,1985,... Entstehungsjahr des Triebes

s r
1986 1987

s r r r
1984 1985 1986 1987

3.5.1.2. Lärche

Wie bereits in Abschn 3.4.1. dargelegt, zeigen sylleptische Triebe aus dem Vorjahr am zweijährigen Terminaltrieb die arttypische basipetale Längenzunahme (Tab.16; Abb.35a). Im Gegensatz dazu erreichen die regulären Jahrestriebe des Jahres 1987 am gleichen Terminaltrieb subapikal die größte Trieblänge, sie nimmt jedoch zur Triebbasis hin nicht gleichmäßig ab. Im medialen Terminaltriebabschnitt (30-60%) steigt im Bereich der vorjährigen sylleptischen Verzweigung die reguläre Jahrestrieblänge 1987 wieder an. Die Länge der obersten regulär entstandenen Lateraltriebe wird dabei nicht mehr erreicht.

Einjährige, reguläre Lateraltriebe holen den Längenvorsprung von Trieben sylleptischen Ursprungs nicht auf. Betrachtet man die gesamte Trieblänge (syllept. Trieblänge 1986 + reguläre Trieblänge 1987) so findet man die größten Werte am Terminaltriebabschnitt mit sylleptischer Verzweigung (bei 20-30% der Terminaltrieblänge).

Tab.:16 durchschnittliche Längen (in cm) sylleptischer (Ls) und regulärer (Lr) Jahrestriebe 1.Ordnung bei Lärche (zwei jähriger Terminaltrieb; untergliedert in 10 Abschnitte gleicher rel. Länge)

	Lr 1987	Ls 1986	Summe Länge	% vom höchsten Wert (Lr+Ls)
-100%	61,3	0,0	61,3	79,0
- 90%	47,8	0,0	47,8	61,6
- 80%	45,2	1,5	46,7	60,2
- 70%	43,5	3,3	46,8	60,3
- 60%	49,5	8,6	58,1	74,9
- 50%	51,2	12,8	64,0	82,5
- 40%	51,6	16,5	68,1	87,8
- 30%	51,8	25,8	77,6	100,0
- 20%	47,4	28,8	76,2	98,2
- 10%	38,5	31,6	70,1	90,3

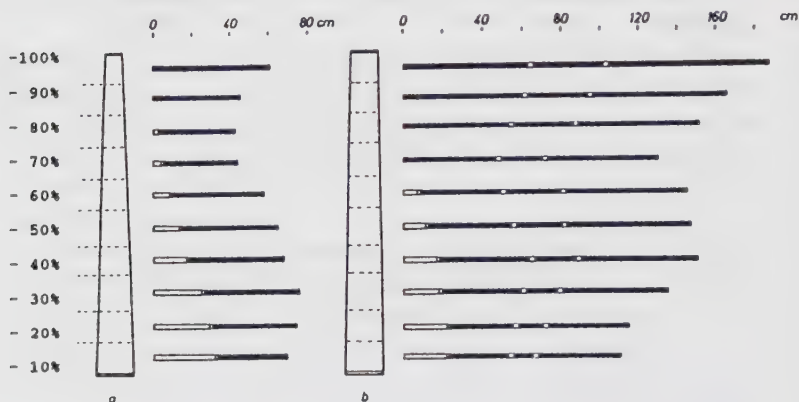
Am vierjährigen Terminaltrieb haben dagegen die distal inserierten, rein regulären Lateraltriebe, Triebe sylleptischen Ursprungs im Längenwachstum übertroffen (Tab.17; Abb.35b).

Bei allen drei regulär gebildeten Jahrestrieben von 1985 bis 1987 nimmt die Trieblänge basipetal nicht gleichmäßig ab. Vielmehr steigt sie im Bereich des sylleptisch verzweigten Terminaltriebabschnittes wieder an.

Tab.:17 durchschnittliche Längen (in cm) sylleptischer (Ls) und regulärer (Lr) Jahrestrieben 1.Ordnung bei Lärche (vierjähriger Terminaltrieb; untergliedert in 10 Abschnitte gleicher rel. Länge)

	Lr 1987	Lr 1986	Lr 1985	Ls 1984	Summe Länge	% vom höchst- Wert (Su. Länge)
-100%	86,0	38,8	65,0	0,0	190,6	100,0
- 90%	71,7	34,2	61,2	0,0	167,1	87,7
- 80%	66,2	32,0	54,0	0,0	152,2	79,9
- 70%	57,0	23,8	48,2	0,0	129,0	67,7
- 60%	66,0	29,6	43,4	6,4	145,4	76,3
- 50%	63,2	26,4	45,2	11,4	146,2	76,7
- 40%	62,5	25,2	47,9	17,2	152,8	80,2
- 30%	57,4	17,4	41,3	18,8	134,9	70,8
- 20%	44,4	15,4	34,2	21,4	115,4	60,5
- 10%	44,0	13,3	31,3	21,8	110,4	57,9

Abb.:35 Triebblängen (in cm) regulär und sylleptisch entstandener Lateraltriebe 1.Ordnung am zweijährigen (a) und vierjährigen (b) Terminaltrieb bei Lärche



Zeichenerklärung: s sylleptisch, r regulär entstandener Trieb
1984, 1985, ... Entstehungsjahr des Triebes

s r
1986 1987

s r r r
1984 1985 1986 1987

3.5.1.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Das weitere Längenwachstum sylleptisch entstandener Lateraltriebe ist an Terminaltrieben bei Fichte ausschließlich akroton gefördert.

Bei Lärche sind an bis zu vierjährigen Terminaltrieb andere Verhältnisse zu beobachten. Untergliedert man den Terminaltrieb in zwei Abschnitte mit Lateraltrieben regulären bzw. sylleptischen Ursprungs, so nimmt die Trieblänge zur Basis jedes Abschnittes hin ab.

3.5.2. Längenentwicklung regulärer Triebe

Im Unterschied zum sylleptischen Trieben sind reguläre Triebe im Jahr ihrer Entstehung bei beiden Baumarten akroton gefördert.

Um den Einfluß der Akrotonie auf das weitere Längenwachstum von Lateraltrieben 1.Ordnung quantifizieren zu können, wurden Terminaltriebe mit ausschließlich regulärer Verzweigung untersucht.

3.5.2.1. Fichte

Die Längen einjähriger und dreijähriger Lateraltriebe an zweijährigen bzw. vierjährigen Terminaltrieben gehen am Terminaltriebabschnitt zwischen 70 und 80% sprunghaft zurück. Lateraltriebe in der Terminaltriebmitte (40-70% rel. Terminaltrieblänge) zeigen im Vergleich zwischen zweijährigem und vierjährigem Terminaltrieb deutliche Unterschiede. Sie sind hier am vierjährigen Terminaltrieb deutlich kürzer, als am zweijährigen Tab.17).

Tab.:17 durchschnittliche Lateraltrieblängen (dL) am zweijährigen und vierjährigen Terminaltrieb (in cm) bei Fichte (Terminaltrieb untergliedert in 10 Abschnitte gleicher relativer Länge)

	zweijähriger Terminaltrieb		vierjähriger Terminaltrieb	
	dL	% vom höch- sten Wert	dL	% vom höch- sten Wert
- 100%	48,0	100,0	98,9	100,0
- 90%	42,5	88,5	85,5	86,5
- 80%	28,4	59,2	60,3	60,9
- 70%	23,6	49,2	35,3	35,7
- 60%	19,0	39,6	34,0	34,4
- 50%	18,6	38,8	32,5	32,9
- 40%	14,0	29,2	27,5	27,8
- 30%	13,4	27,9	27,0	27,3
- 20%	12,8	26,7	24,5	24,7
- 10%	10,5	21,9	20,0	20,2

3.5.2.2. Lärche

Die Längenabnahme der regulären Langtriebe verläuft am zweijährigen und vierjährigen Terminaltrieb sowohl kontinuierlich als auch nahezu parallel (Tab.18). Offenbar bleiben die Hierarchieverhältnisse am Terminaltrieb auch mit zunehmendem Alter der Lateraltriebe erhalten. An den basisnahen Triebabschnitten werden in beiden Fällen nur noch Kurztriebe gebildet.

Tab.:18 durchschnittliche Lateraltrieblängen (dL) am zweijährigen und vierjährigen Terminaltrieb (in cm) bei Lärche (Terminaltrieb untergliedert in 10 Abschnitte gleicher relativer Länge)

zweijähriger Terminaltrieb			vierjähriger Terminaltrieb		
	dL	% vom höch- sten Wert		dL	% vom höch- sten Wert
-100%	42,0	100,0		64,9	100,0
- 90%	37,2	88,6		60,8	93,7
- 80%	35,4	84,3		57,6	88,6
- 70%	33,0	78,6		55,8	86,0
- 60%	30,0	71,4		50,8	78,3
- 50%	29,5	70,2		44,3	68,3
- 40%	26,4	62,9		39,5	60,9
- 30%	0,0	0,0		0,0	0,0
- 20%	0,0	0,0		0,0	0,0
- 10%	0,0	0,0		0,0	0,0

3.5.2.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Im Gegensatz zur Lärche verstärkt sich bei der Fichte die akrotone Förderung mit steigendem Lateraltriebalter. Medial inserierte Lateraltriebe sind am vierjährigen Terminaltrieb kürzer, als am zweijährigen.

Insgesamt vollzieht sich der in Richtung Triebbasis ablaufende Längenrückgang unabhängig vom Terminaltriebalter bei Fichte kontinuierlicher als bei Lärche.

3.5.3. Längenentwicklung nachzeitiger Triebe

Das Längenwachstum einjähriger, nachzeitig entstandener Langtriebe wird bei beiden Baumarten nicht durch die Position in der Krone beeinflusst (vgl. Abschn. 3.4.3.).

3.5.3.1. Fichte

Nur 65% der Proventivtriebe trieben im zweiten Jahr aus. Mit durchschnittlich 5cm ($\pm 1,5$ cm) war der Jahrestrieb etwa 50% kürzer als der vorjährige. Bei dreijährigen Proventivtrieben betrug der Anteil mit jährlicher Triebbildung nur noch 15% (durchschnittl. Jahrestrieblänge 4cm ± 1 cm).

3.5.3.2. Lärche

Im zweiten Jahr hatten nur noch 50% der aus Kurztrieben entstandenen Langtriebe einen weiteren Jahrestrieb gebildet. Dieser war im Vergleich zum Vorjahr um etwa 40% kürzer. Von den dreijährigen, nachzeitig entstandene Langtrieben hatten nur noch 20% ausgetrieben.

3.5.3.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Auch in den Folgejahren sind nachzeitig entstandene Triebe bei jungen Fichten und Lärchen für den Kronenaufbau bedeutungslos. Kürzere Triebblängen und häufiges Aussetzen weisen auf eine geringere Vitalität gegenüber Trieben sylleptischen bzw. regulären Ursprungs hin.

3.6. Aussetzendes Längenwachstum

Unabhängig von der Art und Zeit ihrer Entstehung, wird die Längenentwicklung von Trieben in der Regel durch weitere Jahrestriebe fortgesetzt (Expansionsphase). Es entstehen Triebketten gleicher Verzweigungsordnung.

Bei gleichbleibenden Umweltbedingungen, führt in den folgenden Jahren insbesondere der Einfluß der akrotonen Förderung dazu, daß Triebketten höherer Verzweigungsordnung sowie nahe der Basis der Mutterachse inserierte Triebketten das weitere Längenwachstum unterbrechen. Die Endkosen bilden keine neuen Längentriebe mehr, sie verharren im Ruhezustand (Stagnationsphase).

Bei beiden Baumarten wurden Triebe verschiedener Verzweigungsordnungen untersucht. Nachzeitige Triebe blieben wegen ihrer untergeordneten Bedeutung für den Kronenaufbau unberücksichtigt.

3.6.1. Fichte

Alle zwei- und dreijährigen Lateraltriebe 1.Ordnung setzen ihr Längenwachstum jährlich fort. Erst an vierjährigen Lateraltrieben unterbleibt an den nahe der Terminaltrieb-basis inserierten die Bildung neuer Jahrestriebe (Tab.19). An fünfjährigen Lateraltrieben nimmt die Zahl im Längenwachstum aussetzender Triebe akropetal deutlich zu und erfasst im Mittel aus 10 Probestäumen bis zu 30% aller, am betreffenden Terminaltrieb gebildeten Lateraltriebe.

Aussetzende Seitenverzweigungen 2.Ordnung treten erstmals an den dreijährigen, proximalen Lateraltrieben 1.Ordnung auf. Deren Zahl nimmt mit steigendem Lateraltriebalter zu. An fünfjährigen Lateraltrieben weisen auch die am Terminaltrieb distal inserierten aussetzende Seitenverzweigungen 2.Ordnung auf. Hier haben im Durchschnitt 35% aller Seitenverzweigungen 2.Ordnung mindestens einmal ihr Längenwachstum eingestellt.

Am fünfjährigen Lateraltrieben unterbleibt bereits an 81% der Seitenverzweigungen 3.Ordnung das weitere Längenwachstum.

Insgesamt betrachtet haben an den untersuchten Fichten 23,9% aller an den bis zu fünfjährigen Lateraltrieben gebildeten Verzweigungen mindestens einmal im Längenwachstum ausgesetzt.

Tab.:19 Prozentualer Anteil aussetzender Triebe an Verzweigungen 1. bis 3.Ordnung an ein- bis sechsjährigen Terminaltrieben bei Fichte

Terminal- trieb- alter	Lateral- trieb- alter	Verzweigung		
		1.Ordn.	2.Ordn.	3.Ordn.
1				
2	1			
3	2	0,0		
4	3	0,0	3,4	
5	4	5,2	27,3	33,4
6	5	30,1	35,2	81,0

3.6.2. Lärche

Werden zunächst nur Lateraltriebe mit ausschließlich regulärer Triebbildung betrachtet, so nimmt die Zahl der Triebe, die im Längenwachstum aussetzen sowohl mit steigender Verzweigungsordnung, als auch mit zunehmendem Lateraltriebalter zu (Tab.20). An jedem Jahrestrieb sind dabei zunächst die proximalen Triebe betroffen.

Tab.: 20 Prozentualer Anteil aussetzender Triebe an Verzweigungen 1. bis 3.Ordnung an ein- bis sechsjährigen Terminaltrieben bei Lärche (reguläre Triebbildung)

Terminal- trieb- alter	Lateral- trieb- alter	Verzweigung		
		1.Ordn.	2.Ordn.	3.Ordn.
1				
2	1			
3	2	0,0		
4	3	1,5	8,5	
5	4	12,2	19,5	34,8
6	5	41,0	25,0	62,3

An den untersuchten ein- bis fünfjährigen Lateraltrieben hatten insgesamt betrachtet 22,8% aller Triebe mindestens einmal im Längenwachstum ausgesetzt.

Werden auch Triebe sylleptischen Ursprungs berücksichtigt, so muß zuvor noch einmal auf die arttypischen Kennzeichen der sylleptischen Triebbildung verwiesen werden:

1. sylleptische Triebe entstehen am proximalen Terminaltriebabschnitt

2. ihre Länge nimmt basipetal zu

Auf Grund der oben beschriebenen Ergebnisse setzen die Triebe sylleptischen Ursprungs, mit dem größten Längenwachstum im Jahr ihres vorzeitigen Austriebes in späteren Jahren bedingt durch akrotone Förderung als erste mit der weiteren Triebbildung aus.

3. Sylleptische Triebbildung bleibt auf den Terminaltrieb und auf Verzweigungen 1.Ordnung beschränkt

4. am gleichen Jahrestrieb weisen sylleptische Verzweigungen immer einen Längentrieb mehr auf, als regulär gebildete Verzweigungen

Ein Aussetzen im Längenwachstum von Verzweigungen sylleptischen Ursprungs kann daher bereits am zweijährigen Trieb, bei regulären Verzweigungen jedoch erst am dreijährigen Trieb auftreten.

Wie Tab.21 zeigt, folgen reguläre Triebe auch bei Anwesenheit von Trieben sylleptischen Ursprungs dem in Tab.20 dargestellten Trend.

Unabhängig vom Lateraltriebalter und unabhängig von der Verzweigungsordnung setzten prozentual mehr Triebe sylleptischen Ursprungs mit dem Längenwachstum aus, als reguläre. Regulär entstandene Triebe 1.Ordnung am zwei- und dreijährigen Terminaltrieb weisen noch alle Jahrestriebe auf. Im Gegensatz dazu sind an sylleptisch entstandenen Trieben 1.Ordnung am dreijährigen Terminaltrieb bereits etwa 15% des einjährigen Jahrestriebes ausgefallen.

Vergleicht man die Gesamtdurchschnittswerte aller bis zum Alter sechs ausgefallenen Jahrestriebe so zeigt sich, daß gegenüber rein regulärer Verzweigung beim Auftreten sylleptischer Triebbildung mit 27,6% um rund 5% mehr Triebe im Längenwachstum ausgesetzt haben.

Tab.:21 Prozentualer Anteil aussetzender Triebe an Verzweigungen 1. bis 3.Ordnung an ein- bis sechsjährigen Terminaltrieben bei Lärche (s Triebe sylleptischen Ursprungs; r Triebe regulären Ursprungs)

Terminal- trieb- alter	Lateral- trieb- alter	1.Ordn.		Verzweigung 2.Ordn.		3.Ordn.	
		r	s	r	s	r	s
1							
2	1	0,0					
3	2	0,0	15,6		25,3		
4	3	2,1	20,2	10,2	30,2		
5	4	11,9	29,1	18,5	38,7	40,2	
6	5	40,2	60,2	26,4	40,5	62,5	

3.6.3. Vergleich zwischen Fichte und Lärche

Bei beiden Baumarten ist das Aussetzen im Triebblängenwachstum ein wichtiger Faktor in der weiteren Kronenentwicklung. Sowohl mit zunehmenden Lateraltriebalter, als auch mit steigender Verzweigungsordnung nimmt der Anteil aussetzender Triebe zu. Das Gesamtmittel aller bis zum Alter sechs ausgesetzten regulären Triebe liegt bei Fichte nur um 1% höher als bei Lärche.

Tritt bei Lärche Syllepsis auf, so erhöht sich einerseits dadurch die Triebzahl, andererseits nimmt aber auch die Zahl aussetzender Triebe zu.

Die bei Fichte ausschließlich an Verzweigungen 1.Ordnung auftretenden sylleptische Triebbildungen sind auf Grund ihrer distalen Ansatzstellen nicht vom Aussetzen betroffen.

Die Gesamtauswertung aller im Rahmen dieser Untersuchung gewonnenen Daten zeigte, daß bei beiden Baumarten Triebe, die einmal im Längenwachstum ausgesetzt haben ihr Längenwachstum in den Folgejahren nicht wieder aufnehmen. Im Weiteren werden diese Triebe daher als Triebe mit eingestelltem Längenwachstum bezeichnet.

3.7. Untersuchungen über endogene und exogene Einflußfaktoren auf das Verzweigungsverhalten junger Fichten und Lärchen

Unter dem Eindruck der bereits erwähnten Verbuschungerscheinungen in den Kronen 20-30jähriger Lärchen im FoA Thiergarten sollten standortsunabhängige und standortsabhängige Faktoren in ihrer Bedeutung für das Verzweigungsverhalten junger Fichten und Lärchen untersucht werden.

Verbuschung setzt bei sonst ungestörten Wachstumsverhältnissen die Bildung zusätzlicher Triebe voraus und ist damit ein Prozeß expansiven Kronenaufbaues (Abschn. 1.2.). Deswegen konzentrierten sich die folgenden Untersuchungen auf das Vorkommen vorzeitiger sylleptischer Verzweigungen. In den Abschn. 3.7.2., 3.7.5., 3.7.6. und 3.7.10. wurde auch die reguläre Verzweigung als weitere Form expansiver Triebbildung behandelt.

Proleptische und nachzeitige Triebe hatten hingegen für den Kronenaufbau junger Fichten und Lärchen nur geringe Bedeutung (Abschn. 3.4., 3.5.). Deswegen wurden diese Verzweigungsformen nicht weiter betrachtet.

3.7.1. Rechenmodell zur Quantifizierung regulärer Triebe bei Fichte und Lärche

Im Unterschied zu sylleptischen Trieben, die bei beiden Baumarten vorwiegend am Terminaltrieb auftreten (Abschn. 3.2.) und deren Zahl auch relativ gering bleibt, steigt die Zahl regulär gebildeter Triebe bei ungestörtem Wachstum, bezogen auf den gesamten Baum, mit zunehmendem Alter exponentiell an (s.u.).

Die Schwierigkeit bei der Quantifizierung regulärer Triebe bestand darin, ein Rechenmodell zu entwickeln, mit dessen Hilfe Unterschiede in der Triebzahl auch dann

nachweisbar sind, wenn nicht alle bis zum Alter x gebildeten Triebe einzeln nachgezählt werden.

Ein derartiges Modell sollte darüberhinaus folgende Bedingungen erfüllen:

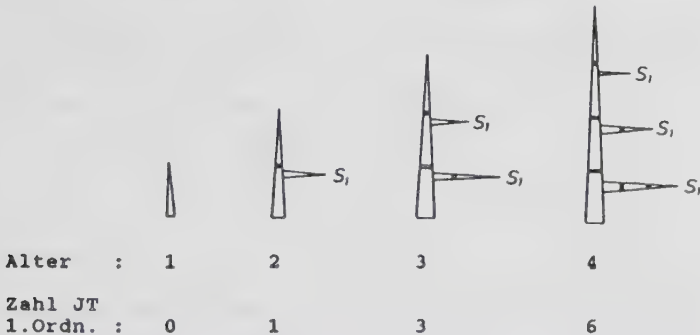
- es sollte sich am vorgegebenen natürlichen Verzweigungsmuster der beiden Baumarten orientieren
- sowohl individuelle als auch standörtliche Unterschiede in der Triebhäufigkeit sollten quantifizierbar sein und
- es sollte auch bei inhomogenen Stichproben, d.h. unterschiedlicher Individuenzahl je Standort und/oder unterschiedlicher Probenzahl je Baum, seine Gültigkeit behalten

Ziel war es, mit Hilfe dieses Modelles die Zahl aller bis zum Alter x gebildeten regulären Jahrestriebe je Baum zu errechnen.

Die Zahl der Jahrestriebe folgt einer mathematischen Gesetzmäßigkeit.

Geht man modellhaft davon aus, daß ein Individuum in jedem Jahr eine neue Seitenverzweigung 1.Ordnung bildet und die älteren Triebe dabei um einen Jahrestrieb verlängert werden (Verzweigungsfaktor 1), so sind bis zum Alter zwei 1, bis zum Alter drei 3, bis zum Alter vier 6 usw. Jahrestriebe 1.Ordnung entstanden (Abb.36).

Abb.:36 Schematische Darstellung der Zahl der Jahrestriebe (JT) an Verzweigungen 1.Ordnung bei einem Verzweigungsfaktor 1 für ein- bis vierjährige Pflanzen



Wird dieses System zeitlich fortgeführt, so erhält man die in Abb. 37 für Seitenverzweigungen 1.Ordnung (S_1) dargestellte Kurve. Nach der gleichen Methode kann für Seitenverzweigungen 2.Ordnung (S_2) und 3.Ordnung (S_3) die Gesamtzahl der Jahrestriebe in Abhängigkeit vom Baumalter ermittelt werden.

Jede dieser Kurven kann in einer mathematischen Funktion beschrieben werden. Dabei gilt für:

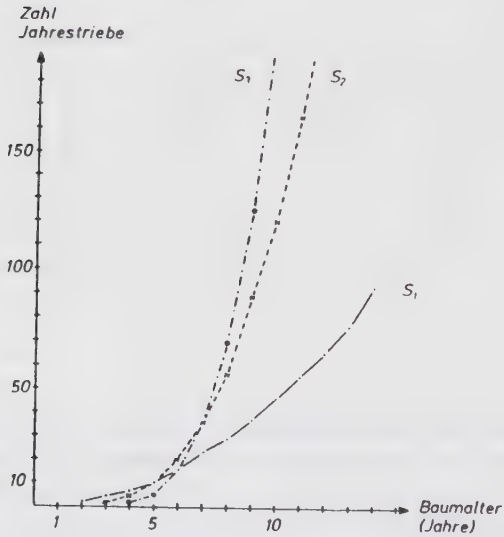
$$\text{Summe JT } S_1 = -0,5x + 0,5x^2 \quad (1)$$

$$\text{Summe JT } S_2 = 0,33x - 0,5x^2 + 0,1667x^3 \quad (2)$$

$$\text{Summe JT } S_3 = -0,25x + 0,458x^2 - 0,25x^3 + 0,0416x^4 \quad (3)$$

(x = Baumalter in Jahren, JT Jahrestriebzahl)

Abb.:37 Zusammenhang zwischen dem Baumalter und der Gesamtzahl regulärer Jahrestriebe von Seitenverzweigungen 1.Ordnung (S_1), 2.Ordnung (S_2) und 3.Ordnung (S_3) bei Verzweigungsfaktor 1 (Rechenmodell)



Grundlage der oben abgeleiteten Formeln (1) - (3) war der Verzweigungsfaktor 1. Sollen diese Einzelfunktionen zur Ermittlung aller bis zum Alter x entstandenen Jahrestriebe 1. bis 3.Ordnung zu einer Gesamtfunktion zusammengefaßt werden, so müssen

- die Einzelfunktionen (1), (2) und (3) addiert werden und
- jede Einzelfunktion muß um einen anderen als den Verzweigungsfaktor 1 korrigiert werden

Unter dieser Voraussetzung ergibt sich folgende Gesamtfunktion:

$$GJT = (1) V_1 + (2) V_1 V_2 + (3) V_1 V_2 V_3 \quad (4)$$

(GJT Gesamtjahrestriebzahl an Verzweigungen 1.-3.Ordnung bis zum Alter x

V_n durchschnittlicher Verzweigungsfaktor von Verzweigungen n-ter Ordnung)

Dabei sind V_1 , V_2 und V_3 individuelle bzw. standörtliche Konstanten.

Im Rahmen der morphologischen Stichprobenuntersuchungen wurden bei jedem Probebaum je Quirl 4 Probeäste entnommen. Soll für einen Probebaum die bis zum Alter x gebildete Jahrestriebzahl von Verzweigungen 1.-3.Ordnung errechnet werden, so ergibt sich bedingt durch die Probenzahl für $V_1 = 4$.

V_2 und V_3 sind aus dem Probenmaterial abzuleiten. Dabei wird im Fall von V_2 die durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2.Ordnung ermittelt. V_3 entspricht der durchschnittlichen Zahl von Verzweigungen 3.Ordnung.

Verzweigungen 4.Ordnungen traten nur in Einzelfällen auf und wurden daher bei der Modellrechnung nicht berücksichtigt.

Zur Quantifizierung individueller und standörtlicher Unterschiede in der Jahrestriebzahl wurden, wie beschrieben bei jungen Fichten und Lärchen eine begrenzte Zahl von Probeästen herangezogen. Die auf dieser Grundlage nach Formel (4) berechneten Jahrestriebzahlen sind daher ausschließlich als Vergleichswerte zwischen verschiedenen Bäumen oder Standorten zu interpretieren.

3.7.2. Das Verzweigungsverhalten von Fichten und Lärchen in Kipfenberg und Thiergarten

In den FoA Kipfenberg und Thiergarten wurde an markierten Probeebäumen (vgl. Abschn. 2.2.1.) beider Baumarten die Häufigkeit sylleptischer und regulärer Triebe ermittelt.

3.7.2.1. Häufigkeiten sylleptischer Triebe

Bei Fichte wurden nur sylleptische Triebe $>2\text{cm}$, bei Lärche $>1\text{cm}$ berücksichtigt. Im Frühjahr 1985 wurden an 50 Probeebäumen je Baumart die Zahl der sylleptischen Triebe erfaßt, die an den Terminaltrieben von 1982-1984 gebildet worden waren. Im Herbst des gleichen Jahres, sowie am Ende der beiden folgenden Vegetationsperioden wurde die Zahl der jeweils am einjährigen Terminaltrieb entstandenen sylleptischen Triebe aufgenommen.

In allen Jahren zwischen 1982 und 1987 waren an einjährigen Terminaltrieben der untersuchten Fichten im FoA Thiergarten mehr sylleptische Triebe gebildet worden als im FoA Kipfenberg (Tab.22). Eine statistische Absicherung dieses Ergebnisses war jedoch nur für das Jahr 1985 möglich ($p=0,043$).

Tab.:22 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe an einjährigen Terminaltrieben von 1982-1987 bei Fichte (FoA Kipfenberg und Thiergarten; Probenzahl/FoA und Jahr $N=50$)

	1982	83	84	85	86	87
Kipfen- berg :	0,42	0,94	1,02	0,90	0,74	1,12
Thier- garten :	0,70	1,06	1,22	1,62	0,88	1,34
Signif.:	0,462	0,793	0,581	0,043	0,612	0,501

Diese Tendenz war bei Lärche noch deutlicher ausgeprägt. Wie Tab. 23 zeigt waren von 1982 bis 1987 an den Probelärchen in Thiergarten bis zu viermal mehr sylleptische Triebe am einjährigen Terminaltrieb gebildet worden als in Kipfenberg. Die statistische Absicherung der standörtlichen Unterschiede war in jedem dieser Jahre möglich. Auf Grund eines starken Befalls durch den Lärchenblasenfuß (*Thaeniothrips laricivorus* Krat.) konnten die Probebäume aus dem FoA Thiergarten 1987 nicht berücksichtigt werden.

Tab.:23 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe an einjährigen Terminaltrieben von 1982-1987 bei Lärche (FoA Kipfenberg und Thiergarten; Probenzahl/FoA und Jahr N=50)

	1982	83	84	85	86	87
Kipfenberg :	1,12	3,68	5,44	5,88	4,72	5,85
Thiergarten :	5,17	11,76	21,04	18,50	18,80	-
Signif.:	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-

Insgesamt wiesen Lärchen in beiden Forstämtern in den Jahren 1982-87 im Durchschnitt deutlich mehr sylleptische Triebe am Terminaltrieb auf als gleichaltrige Fichten.

3.7.2.2. Häufigkeiten regulärer Triebe

Im Herbst 1987 wurden von jeweils 10 der markierten Fichten und Lärchen in den FoA Kipfenberg und Thiergarten Probeäste entnommen (Abschn. 2.2.1.). Je Probebaum wurden die vier distalsten Äste an den vier- bis siebenjährigen Terminaltrieben ausgewertet.

Nach der im Abschn. 3.7.1. beschriebenen Methode wurde

für jeden Baum die durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2.Ordnung (V_2) und 3.Ordnung (V_3) ermittelt und mit Hilfe von Formel (4) je Baum die durchschnittliche Zahl aller an den bis zu sechsjährigen Ästen gebildeten Jahrestriebe errechnet.

Die Mittelwerte der durchschnittlichen Zahl von Verzweigungen 2. und 3.Ordnung, sowie der Gesamtjahrestriebzahl zeigen bei Fichte keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Forstämtern (Tab.24). Während in Kipfenberg mit durchschnittlich 12,04 Verzweigungen 2.Ordnung und 7479 Jahrestrieben um ca. 10% bzw. 6% höhere Werte erreicht wurden, lag die durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 3.Ordnung (3,39) rund 2% niedriger als in Thiergarten. Für keinen der drei betrachteten Parameter konnten die gefundenen Unterschiede zwischen den beiden Forstämtern statistisch abgesichert werden.

Tab.:24 Durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2.Ordnung (V_2) und 3.Ordnung (V_3) sowie Gesamtjahrestriebzahl (GJZ) bei Fichte (FoA Kipfenberg und Thiergarten; Probenzahl/FoA N=10)

	V_2	V_3	GJZ
Kipfen- berg :	12,04	3,39	7479
Thier- garten:	11,05	3,46	7038

Im Unterschied zu Fichte liegen die entsprechenden Werte für Lärche im FoA Thiergarten deutlich höher als im FoA Kipfenberg (Tab.25). Die untersuchten Probebäume aus Thiergarten hatten nahezu doppelt soviele Jahrestriebe und Verzweigungen 3.Ordnung, sowie ca. 50% mehr Verzweigungen 2.Ordnung gebildet als gleichaltrige Lärchen aus Kipfenberg.

Diese Ergebnisse konnten für Verzweigungen 2.Ordnung mit

$p=0,039$ sowie für die Gesamtjahrestriebzahl mit $p=0,036$ abgesichert werden

Tab.:25 Durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2.Ordnung (V_2) und 3.Ordnung (V_3) sowie Gesamtjahrestriebzahl (GJZ) bei Lärche (FoA Kipfenberg und Thiergarten; Probenzahl/FoA $N=10$)

	V_2	V_3	GJZ
Kipfen- berg :	5,89	0,33	1214
Thier- garten:	8,82	0,62	2210

Unabhängig vom Standort bilden Fichten gegenüber gleichaltrigen Lärchen wesentlich mehr Verzweigungen - insbesondere 3.Ordnung - aus. Gleiches gilt für die Anzahl der Jahrestriebe.

3.7.3. Gaschromatographische Untersuchungen zur Beurteilung der Herkunftsfrage bei Lärche

BURGER (1944) sowie LEIBUNDGUT und KUNZ (1952) fanden bei Provenienzversuchen, daß verschiedene Herkünfte von *Larix decidua* (Mill.) unterschiedlich stark zu sylleptischer Triebbildung neigen.

Da in den beiden Forstämtern keine Angaben über die Herkunft der untersuchten Lärchen vorlagen, wurden zur Beurteilung der Frage, ob die zwischen Kipfenberg und Thiergarten gefundenen Unterschiede in der Sylleptishäufigkeit herkunftsbedingt sind, gaschromatographische Analysen der Monoterpenfraktion durchgeführt.

Nach LANG (1976) lassen sich so insbes. Alpenlärchen von Lärchen aus den übrigen Teilen des Areals trennen.

Mit der unter Abschn. 2.4.2. beschriebenen Analysenmethode konnten in allen Proben jeweils 8 verschiedene Monoterpene nachgewiesen werden. Bei der Auswertung wurden nur die Komponenten berücksichtigt, deren Anteil mehr als 1% an der Gesamtpeakfläche erreichte (LANG 1987).

Wie Tab.26 zeigt, liegen die prozentualen Anteile von α Pinen, Camphen, β Pinen, $\Delta 3$ Caren und β Phellandren im untersuchten Probenmaterial aus den FoA Thiergarten und Kipfenberg etwa gleich hoch. Signifikante Mittelwertunterschiede waren in keinem Fall nachweisbar.

Tab.:26 Durchschnittliche prozentuale Anteile verschiedener Monoterpene von Lärchen aus den FoA Kipfenberg und Thiergarten

	α Pinen	Camphen	β Pinen	$\Delta 3$ Caren	β Phellandren
Kipfenberg :	75,68	1,01	16,81	3,06	1,74
Thiergarten:	73,15	1,54	18,29	2,70	2,10

Wegen des geringen $\Delta 3$ Caren Anteils sind die Lärchen aus beiden Forstämtern der Alpenlärche zuzuordnen (LANG mündl. Mitteilung).

3.7.4. Ernährungszustand von Fichten und Lärchen

Zur Beurteilung des Ernährungszustandes der untersuchten Fichten und Lärchen wurden nach der in Abschn. 2.4.3. beschriebenen Methode Proben entnommen und später Nährelementanalysen durchgeführt.

Die Spiegelwerte der Mikro- und Makronährelemente lagen auf beiden Standorten für Fichten und Lärchen im Bereich günstiger Versorgung (Tab.27). In Thiergarten wurden in den Nadeln beider Baumarten höhere Schwefelgehalte gefunden. Dies deutet auf eine stärkere Immissionsbelastung dieses Standortes hin (KREUTZER mündl. Mitteilung).

Signifikante Unterschiede in den Spiegelwerten einzelner Elemente zwischen den beiden Standorten sind durch die unterschiedliche Bodenreaktion bzw. durch die jeweiligen geologischen Bedingungen erklärbar. Während in Thiergarten das saure Substrat zu einer verstärkten Aufnahme von Al und Mn führt, weisen insbesondere die Lärchen auf dolomitischem Ausgangsgestein in Kipfenberg höhere Mg- sowie Ca-Spiegelwerte bei gleichzeitig verringerten K-Spiegelwerten auf.

Die Stickstoffversorgung liegt auf beiden Standorten im suboptimalen bis optimalen Bereich. Fichten und Lärchen sind in Thiergarten allerdings geringfügig besser mit diesem Nährelement versorgt.

Tab.:27 Mittelwerte der Makro- (mg/g) und Mikronährelemente ($\mu\text{g/g}$) bei Fichte und Lärche. (FoA Kipfenberg, FoA Thiergarten; Probenzahl/Baumart und FoA N=15); T-Test: Elementgehalt je Forstamt (Prob.: Irrtumswahrscheinlichkeit; S.G.: Signifikanzgrad, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***)

	Nährelementgehalt Kipfen- berg	Thier- garten	T - Test Prob.	Test S.G.
Fichte:				
N	15,6	15,8	0,834	-
P	2,53	2,75	0,401	-
K	8,00	8,22	0,784	-
Ca	6,84	5,55	0,198	-
Mg	0,83	0,70	0,232	-
S	1,27	1,59	0,002	**
Al	68	108	0,079	-
Mn	713	4483	0,008	**
Cu	3,1	3,5	0,202	-
Pb	0,5	0,6	0,074	-
Lärche:				
N	17,8	18,5	0,548	-
P	2,76	2,95	0,358	-
K	5,62	9,20	0,006	**
Ca	6,15	5,96	0,768	-
Mg	3,69	1,39	0,000	***
S	2,28	2,89	0,005	**
Al	68	216	0,045	*
Mn	479	2882	0,005	**
Cu	4,1	4,3	0,493	-
Pb	1,4	1,5	0,702	-

Zur quantitativen Erfassung der Oberflächendeposition wurde je Nadelprobe die Hälfte der Nadeln mit Chloroform gewaschen (Abschn. 2.4.3.).

Die Gegenüberstellung gewaschener und ungewaschener Nadeln ergab in Thiergarten und Kipfenberg für beide Baumarten nur bei Pb einen signifikanten Unterschied. In allen Fällen nahm der Pb Gehalt durch die Chloroformbehandlung jeweils um etwa die Hälfte ab ($p < 0,01$).

3.7.5. Stickstoff-Düngungsversuche

Durch Düngungsversuche mit Kalkammonsalpeter sollte der Einfluß eines gesteigerten Stickstoffangebotes auf die Triebbildung bei jungen Fichten und Lärchen untersucht werden.

3.7.5.1. Einfluß der Stickstoffdüngung auf die Entwicklung regulärer und die Bildung sylleptischer Triebe

In der Vegetationsperiode 1986 wurden Topf- und Bestandesdüngungen in drei Varianten durchgeführt. An den wöchentlich aufgenommenen Lärchen des Topfversuches wurden insbesondere die Triebblängenentwicklung sowie die Entstehung sylleptischer Triebe untersucht. Der breiter angelegte Bestandesversuch sollte vorwiegend Aussagen über den Einfluß der Stickstoffdüngung auf die Sylleptishäufigkeit ermöglichen. Die Bäume des Bestandesversuches wurden am Ende der Vegetationsperioden 1986 und 1987 aufgenommen.

3.7.5.1.1. Topfdüngung bei Lärche

Um zunächst die Wirkung der Stickstoffdüngung auf die Wuchsleistung zu ermitteln wurde die diesjährige Terminaltrieblänge gemessen.

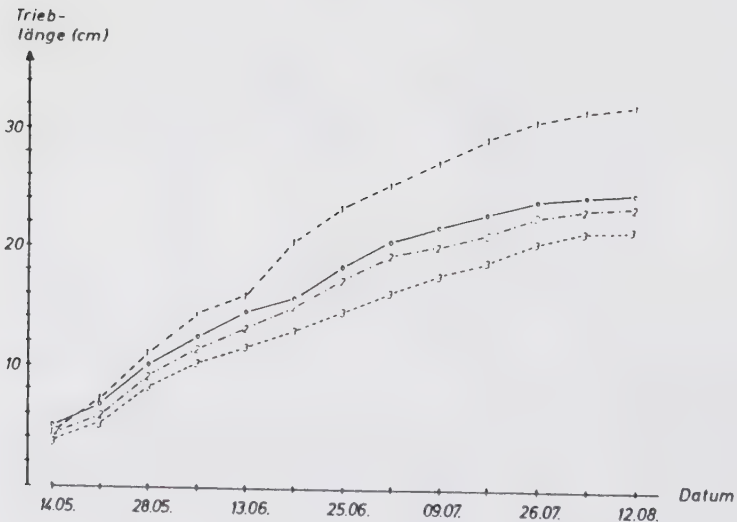
Wie Abb.38 zeigt, verlaufen die Summenkurven der Terminaltrieblänge bei den drei Düngervarianten und den Kontrollpflanzen ähnlich. Mit dem Aufbrechen der Knospen nimmt die Terminaltrieblänge von Anfang Mai bis Ende Juli etwa linear zu. In den letzten drei Wochen des Beobachtungszeitraumes geht die Längenzunahme stark zurück. Ab Mitte August wird das Längenwachstum der Terminaltriebachse eingestellt.

Die mit insgesamt 20g Kalkammonsalpeter gedüngten Lärchen

wiesen gegenüber den Kontrollpflanzen deutlich längere Terminaltriebe auf. Ihr Längenvorsprung nahm im Verlauf der Vegetationsperiode stetig zu. Mit 40g bzw. 60g gedüngte Pflanzen liegen in der Längenentwicklung der Terminaltriebe zu allen Meßterminen unter den entsprechenden Werten der Kontrollpflanzen.

Während die Wachstumskurven der Kontrolle und der 40g Variante nahezu parallel verlaufen, läßt der Längenzuwachs der 60g Variante ab dem 28.05. zunehmend nach.

Abb.:38 Terminaltriebentwicklung 1986 (in cm) bei 4jährigen getopften Lärchen in Abhängigkeit von der Düngermenge (0 Kontrolle, 1 mit 20g, 2 mit 40g, 3 mit 60g Kalkammonsalpeter gedüngt; Pflanzenzahl/Behandlung: N = 10)

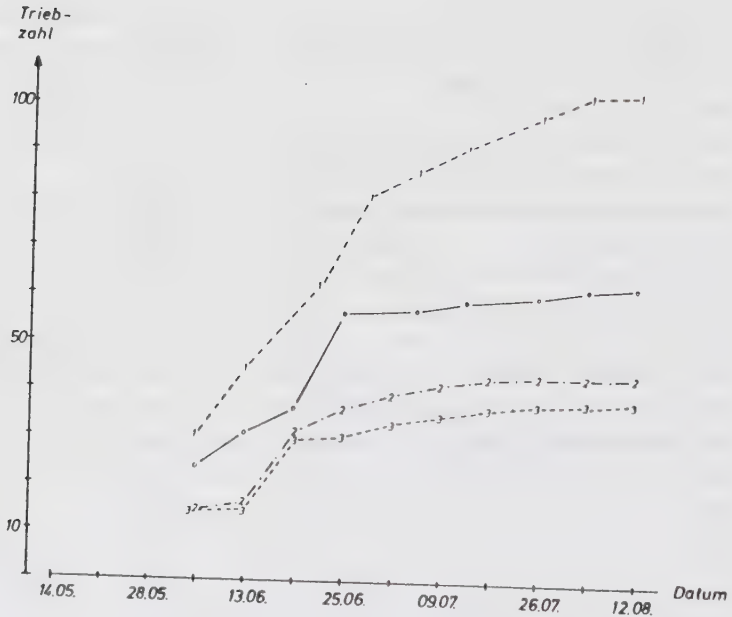


An jedem Aufnahmetermin wurde ebenfalls die Zahl der an den Terminaltrieben entstandenen sylleptischen Triebe erfaßt (Abb.39). Die in Pkt. 2.2.1. beschriebenen Anfangsstadien sylleptischer Triebe wurden in die Auswertung einbezogen.

Erste sylleptische Triebe entstehen in allen vier Behandlungsvarianten ca. 4 Wochen nach Austriebsbeginn. Der Vergleich mit Abb.38 zeigt, daß die Terminaltriebe unabhängig von der Art der Behandlung zu diesem Zeitpunkt bereits zwischen 40 und 50% ihrer endgültigen Länge erreicht haben.

Die Summenkurven sylleptischer Triebe weisen die gleiche Staffelung wie die entsprechenden Kurven der Terminaltrieblängenentwicklung auf. Mit 20g gedüngte Pflanzen bilden deutlich mehr sylleptische Triebe als Pflanzen der Kontrolle. Die Kurven der mit 40g und 60g Varianten liegen wiederum unter der Kontrolle. Während bei der 20g Variante bis zum 26.07. wöchentlich etwa die gleiche Zahl sylleptischer Triebe neu gebildet werden nimmt deren Zahl in der 60g Variante ab dem 19.06. nur noch geringfügig zu.

Abb.:39 Anzahl sylleptischer Triebe am Terminaltrieb 1986 bei 4jährigen getopften Lärchen in Abhängigkeit von der Düngermenge (0 Kontrolle, 1 mit 20g, 2 mit 40g, 3 mit 60g Kalkammonsalpeter gedüngt; Pflanzenzahl/Behandlung N = 10)



Bei der bisherigen Betrachtung waren alle sylleptischen Triebe, also auch schwache sylleptische Triebbildungen aufgenommen worden. Die Längenentwicklung blieb unberücksichtigt.

Wird bei den einzelnen Behandlungsvarianten der Prozentanteil sylleptischer Triebe mit deutlichem Längenwachstum

der Zahl sylleptischer Triebformen gegenübergestellt, die im Anfangsstadium verharren, so ist zwar der Anteil in der 20g Variante am höchsten, der Unterschied zur Kontrolle bzw. zur 40g Variante bleibt jedoch relativ gering. Insgesamt betrachtet entwickeln sich nur zwischen 11 und 17% aller sylleptischen Triebanlagen zu gestreckten Trieben weiter. In der 60g Variante unterblieb die Triebstreckung gänzlich (Tab.28).

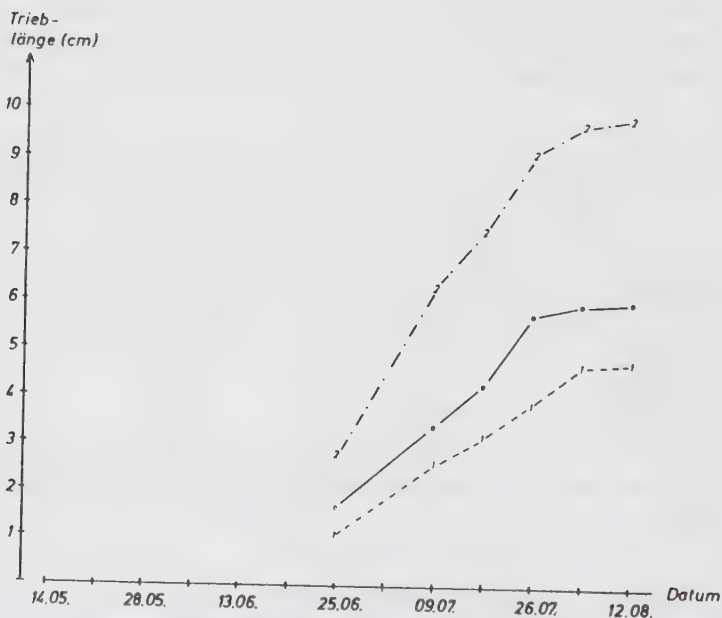
Tab.:28 Prozentanteil sylleptischer Triebe mit deutlichem Längenwachstum am Terminaltrieb 1986 in Abhängigkeit von der Düngermenge

Behandlung bzw. Düngermenge	Anzahl syllept. Triebe insg.	% Anteil syllept. Triebe mit deutl. Längenwachstum
Kontrolle	61	14,8
20 Gramm	101	16,8
40 Gramm	43	11,6
60 Gramm	38	0,0

Die gefundenen Unterschiede ließen sich nicht statistisch absichern.

Auch in der Längenentwicklung deutlich gestreckter sylleptischer Triebe zeigen sich behandlungsspezifische Unterschiede (Abb.40). Die in den Abb.38 und 39 gefundene Staffelung der Einzelkurven kehrt sich hier jedoch um. Die mit 20g gedüngten Pflanzen wiesen sowohl die längsten Terminaltriebe, als auch die größte Zahl sylleptischer Triebe auf. Die Längenentwicklung der sylleptischen Triebe bleibt jedoch deutlich hinter der 40g Variante und den Pflanzen der Kontrolle zurück. Im Gegensatz dazu werden sylleptische Triebe an den Pflanzen der 40g Variante trotz schwächerwüchsiger Terminaltriebe und einer geringeren Zahl am längsten.

Abb.: 40 Längenentwicklung sylleptischer Triebe am Terminaltrieb 1986 bei 4jährigen getopften Lärchen in Abhängigkeit von der Düngermenge (0 Kontrolle, 1 mit 20g, 2 mit 40g gedüngt; Pflanzenzahl/Behandlung N = 10)



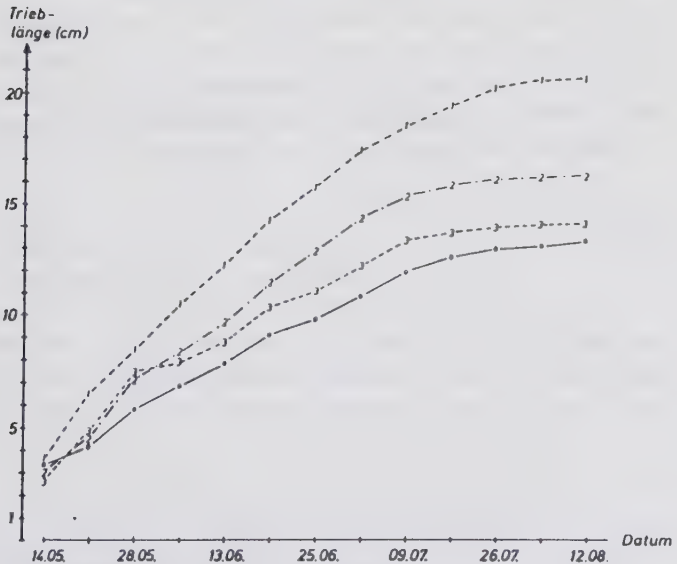
Unabhängig von der Art der Behandlung setzt das Längenwachstum sylleptischer Triebe ca. 7 Wochen nach Austriebsbeginn ein. Zu diesem Zeitpunkt haben die Terminaltriebe bereits 69% bis 73% ihrer endgültigen Länge erreicht (vgl. Abb.38).

Neben dem Längenwachstum der Terminaltriebe und der Bildung und Entwicklung sylleptischer Triebe wurde an den

Versuchspflanzen auch die Längenentwicklung regulär entstandener Lateraltriebe 1.Ordnung untersucht. An jedem Aufnahmetermin wurde die Trieblänge der vier distalsten Lateraltriebe am Terminaltrieb 1985 erfaßt.

Wie Abb.41 zeigt, weist die Summenkurve der durchschnittlichen Lateraltrieblänge in der 20g Düngervariante von Mai bis August durchgehend die höchsten Werte auf. Die Kurven der 40g und 60g Varianten liegen hier über der Kontrolle.

Abb.:41 Trieb-längenentwicklung regulärer Lateraltriebe 1.Ordnung am Terminaltrieb 1985 bei 4jährigen getopften Lärchen in Abhängigkeit von der Düngermenge (0 Kontrolle, 1 mit 20g, 2 mit 40g, 3 mit 60g Kalkammonsalpeter gedüngt; Probenzahl/ Individuum N=4; Pflanzenzahl/Behandlung N=10)



Offensichtlich fördert Stickstoffdüngung generell die Längenentwicklung der Lateraltriebe. Mit Ausnahme der 20g Variante wurden jedoch die Terminaltriebe im Wachstum ge-

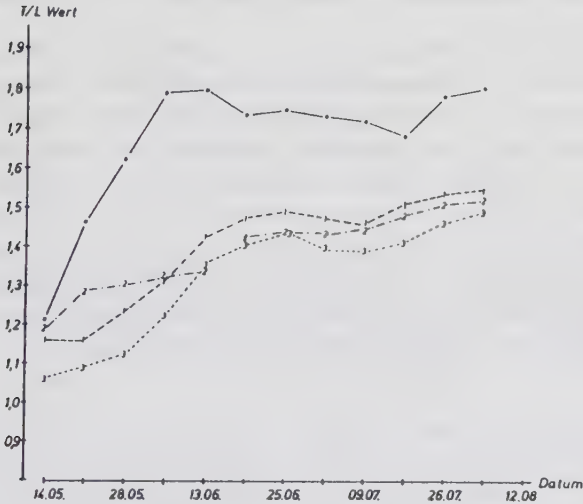
hemmt (vgl. Abb.38 und 41). Um zu überprüfen wie sich dieses Ergebnis auf die Hierarchieverhältnisse zwischen Terminal- und Lateraltrieben auswirkt wurde für jeden Aufnahmezeitpunkt der Quotient aus Terminal- und Lateraltrieblänge (T/L) für die einzelnen Behandlungsvarianten berechnet und in Abb.42 dargestellt.

In den ersten drei Wochen steigt bei den Kontrollpflanzen der T/L Wert stark an. Im Anschluß daran fällt die Kurve bis Mitte Juli leicht ab.

Mit dem Einsetzten des Streckungswachstums wird offensichtlich zunächst die terminale Triebachse in ihrer Längenentwicklung gefördert. An Lateraltrieben setzt das Längenwachstum in der vierten Woche verstärkt ein und führt zum Rückgang des T/L Verhältnisses. Der Wiederanstieg zu Ende der Vegetationsperiode ist dadurch bedingt, daß der Längenzuwachs der lateralen Achsen früher zurückgeht als das Wachstum des Terminaltriebes.

Die entsprechenden Kurven für die drei Düngervarianten liegen zu jedem Aufnahmeterrnin deutlich unter den Werten der Kontrollpflanzen. Mit zunehmender Düngermenge ist ab dem 25.06. entsprechend der Düngergabe eine gerichtete Abnahme des T/L Wertes zu verzeichnen.

Abb.:42 Mittlerer Quotient aus Terminal- zu Lateraltrieblänge (T/L) in der Vegetationsperiode 1986 bei 4jährigen getopften Lärchen in Abhängigkeit von der Düngermenge (0 Kontrolle, 1 mit 20g, 2 mit 40g, 3 mit 30g Kalkammonsalpeter gedüngt; Pflanzenzahl/Behandlung N = 10)



Diese Ergebnisse deuten auf eine Veränderung in der akrotonen Förderung im Sinn eines durch die Stickstoffdüngung verstärkten Lateraltriebwachstums hin.

Die einzelnen Phasen der Zu- bzw. Abnahme des T/L Verhältnisse bei allen vier Kurven lassen vermuten, daß unabhängig von der Behandlungsart abwechselnd Terminal- und Lateraltriebe in ihrem Längenwachstum bevorzugt gefördert werden.

3.7.5.1.2. Bestandsdüngung bei Fichte

Die mit größeren Pflanzenzahlen (N/Variante ca. 90) im FoA Kipfenberg angelegten Düngeversuche mit Kalkammonsal-

peter sollten Aussagen über den Einfluß der Stickstoffgaben auf die Sylleptishäufigkeit bei Fichte ermöglichen. Je Probebaum und Aufnahmetermine wurden die Zahl der sylleptischen Triebe ($>2\text{cm}$) am einjährigen Terminaltrieb, die Terminaltrieblänge sowie die Länge der beiden distalsten einjährigen Äste aufgenommen.

Durch Stickstoffdüngung nimmt die Zahl der Bäume die am einjährigen Terminaltrieb sylleptische Triebe bilden gegenüber der Kontrolle zu (Tab.29). Die getrennte Auswertung für 1986 und 1987 läßt zwar eine von der Düngermenge abhängige graduelle Zunahme der Fichten mit sylleptischen Trieben erkennen, eine statistische Absicherung dieses Ergebnisses ist jedoch nicht möglich. Werden alle Versuchsbäume, die zumindest in einem der beiden Jahre sylleptische Triebe bildeten zusammengefaßt, so kann ein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden.

Tab.:29 Zahl der Probebaume mit (mS) und ohne (oS) sylleptische Triebe ($>2\text{cm}$) am einjährigen Terminaltrieb in den Düngervarianten 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha und der Kontrolle (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87)

	1986		1987		1986+87	
	mS	oS	mS	oS	mS	oS
Kontrolle:	10	80	14	76	14	76
200kg/ha :	16	71	23	64	24	63
300kg/ha :	22	67	24	65	28	61
400kg/ha :	21	67	28	60	29	59
Signifik.:	0,061		0,082		0,036	

Die Werte von 1986+87 zeigen, daß zwischen der Kontrolle und der 200kg/ha Variante die Zahl der Bäume mit sylleptischen Trieben am stärksten zunimmt. Von der 300kg/ha Variante zur 400kg/ha Variante ist nur noch ein geringer Anstieg zu verzeichnen.

Da es nicht primäres Ziel dieses Versuches war, in Abhängigkeit von der Düngermenge einen gerichteten Gradienten in der Syllepsishäufigkeit nachzuweisen, wurden im zweiten Auswertungsschritt die Werte der drei Düngervarianten zusammengefaßt und der Kontrolle gegenübergestellt.

Wie Tab.30 zu entnehmen ist, kann in diesem Fall sowohl in den Einzeljahren 1986 und 1987, wie für 1986+1987 ein signifikanter, behandlungsabhängiger Unterschied in der Häufigkeit der Zahl junger Fichten mit sylleptischen Trieben am Terminaltrieb nachgewiesen werden.

Tab.:30 Zahl der Probebäume mit (mS) und ohne (oS) sylleptische Triebe (>2cm) am einjährigen Terminaltrieb im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Gedüngt); (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter; Aufnahmetermine 1986/87)

	1986		1987		1986+87	
	mS	oS	mS	oS	mS	oS
Kontrolle:	10	80	14	76	14	76
Gedüngt :	60	204	75	189	81	183
Signifik.:	0,025		0,022		0,008	

Bei beiden Aufnahmeterminen wurde auch die Zahl der sylleptischen Triebe an den Terminaltrieben erfaßt. Versuchsbäume ohne sylleptische Triebe wurden bei der folgenden Auswertung nicht mehr berücksichtigt.

In den drei Düngervarianten nimmt die durchschnittliche Zahl von sylleptischen Trieben an den Terminaltrieben in den Jahren 1986 und 1987 sowie im Gesamtzeitraum (1986+87) gegenüber der Kontrolle zu (Tab.31). Dabei ist in der stärksten Düngervariante (400kg/ha) im Gegensatz zu der mit 300kg/ha gedüngten Variante ein Rückgang der Zahl sylleptischer Triebe zu beobachten. Die statistische Absicherung dieses Ergebnisses war nicht möglich.

Tab.:31 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe (>2cm) an einjährigen Terminaltrieben in den Düngervarianten 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha und der Kontrolle (Fichte, FoA Kipfenberg; Düngung mit Kalkammonsalpeter; Aufnahmetermine 1986/87)

	1986	1987	1986+87
Kontrolle:	4,7	5,8	9,2
200kg/ha :	5,4	7,2	10,5
300kg/ha :	7,5	8,3	12,8
400kg/ha :	6,5	6,8	10,8

Werden die drei Düngervarianten wiederum zusammengefaßt, so ist im Jahr 1986 wie auch im gesamten Beobachtungszeitraum (1986+87) die durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe je Terminaltrieb bei den gedüngten Fichten gegenüber der Kontrolle signifikant höher (Tab.32).

Tab.:32 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe (>2cm) an einjährigen Terminaltrieben im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87)

	1986	1987	1986+87
Kontrolle:	4,7	5,8	9,2
Gedüngt :	6,4	7,2	11,4
Signifik.:	0,002	0,248	0,042

Neben der Zahl der sylleptischen Triebe wurde an jeder Versuchspflanze auch die Länge des Terminaltriebes sowie der beiden distalsten einjährigen Äste erfaßt.

Die Unterschiede in der durchschnittlichen Terminaltrieblänge zwischen den Behandlungsvarianten ließen sich auf dem $p < 0,05$ Signifikanzniveau für keinen Aufnahmetermin

statistisch absichern (Tab.33). Auch die Zusammenfassung aller Düngervarianten ergab gegenüber der Kontrolle keinen statistischen Nachweis einer Triebblängenzunahme durch Stickstoffdüngung.

Tab.:33 Durchschnittliche Länge einjähriger Terminaltriebe (in cm) in den Düngervarianten 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha und der Kontrolle (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	70,0	74,6	72,3
200kg/ha :	76,7	86,9	81,8
300kg/ha :	69,5	77,9	73,7
400kg/ha :	71,0	79,1	75,1

Im letzten Auswertungsschritt wurde wiederum der T/L Wert errechnet (vgl. Abschn. 3.7.5.1.1.). Für jede Versuchspflanze wurde dabei 1986 und 1987 der Quotient aus der Terminaltrieblänge und der mittleren Lateraltrieblänge der beiden je Baum vermessenen Äste gebildet.

Wie Tab.34 zeigt, liegt der T/L Wert in allen drei Düngervarianten unter den entsprechenden Werten der Kontrolle. Auf dem $p < 0,05$ Signifikanzniveau konnte für 1986 sowie 1986+87 der Unterschied zwischen der Kontrolle und den 200kg/ha und 400kg/ha Varianten abgesichert werden. Für 1987 war die statistische Absicherung nur zwischen der Kontrolle und der 400kg/ha Variante möglich.

Tab.:34 Durchschnittliche T/L Werte (Terminaltrieblänge : Lateraltrieblänge) in den Düngervarianten 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha und der Kontrolle (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87) * auf dem $p < 0,05$ Signifikanzniveau gesicherter Unterschied gegenüber der Kontrolle)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	1,99	1,92	1,96
200kg/ha :	1,76*	1,75	1,76*
300kg/ha :	1,80	1,79	1,80
400kg/ha :	1,71*	1,68*	1,70*

In Tab.35 wurden wiederum alle T/L Werte gedüngter Fichten den T/L Werten der Kontrollpflanzen gegenübergestellt.

Sowohl 1986 und 1987, als auch 1986+87 sind im Gegensatz zu den gedüngten Fichten die T/L Werte bei den Kontrollpflanzen signifikant höher.

Tab.:35 Durchschnittliche T/L Werte (Terminaltrieblänge : Lateraltrieblänge) im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Fichte, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	1,99	1,92	1,96
Gedüngt :	1,76	1,74	1,75
Signifik.:	0,001	0,005	0,000

Da einerseits ein Zusammenhang zwischen der Terminaltrieblänge und der Behandlungsart nicht nachzuweisen war, andererseits aber die T/L Werte bei gedüngten Fichten gesichert abnehmen, muß angenommen werden, daß Stickstoffdüngung insbesondere zu einem verstärkten Längenwachstum der regulär gebildeten Seitenäste führt.

3.7.5.1.3. Bestandsdüngung bei Lärche

Nach der unter 2.4.1.2. beschriebenen Methode wurden im FoA Kipfenberg Düngerversuche an Einzelbäumen bei Lärche in drei Düngervarianten durchgeführt (Pflanzenzahl/Behandlung N=15; Zahl der Kontrollpflanzen N=15). Im Unterschied zu den morphologischen Aufnahmen bei Fichte wurden an den Terminaltrieben der Pflanzen dieses Versuches alle sylleptischen Triebe, also auch schwache sylleptische Triebbildungen erfaßt.

Die statistische Auswertung aller vier Behandlungsvarianten (Kontrolle, 200kg/ha, 300kg/ha, 400kg/ha) konnte keine gesicherten Unterschiede nachweisen. Aus diesem Grund wurden hier in den einzelnen Auswertungsschritten die Pflanzen der Düngervarianten zusammengefaßt und den Kontrollpflanzen gegenübergestellt.

Unter natürlichen Standortsbedingungen bilden junge Lärchen im Gegensatz zu gleichaltrigen Fichten weit mehr sylleptische Triebe aus (Abschn. 3.7.2.1.).

Am Terminaltrieb 1986 hatten 80,0% der gedüngten und 73,4% der Kontrollpflanzen, am Terminaltrieb 1987 77,8% bzw. 80,0% sylleptische Triebe gebildet. Unter Bestandsverhältnissen scheinen die applizierten Stickstoffmengen keinen Einfluß auf die Zahl der Bäume auszuüben, die sylleptische Triebe am Terminaltrieb bilden.

Bezogen auf die durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe am Terminaltrieb weisen gedüngte Lärchen 1986 und 1987, sowie im gesamten Beobachtungszeitraum (1986+87) gegenüber den Kontrollpflanzen signifikant höhere Werte auf (Tab.36).

Tab.:36 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe am einjährigen Terminaltrieb im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Lärche, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmeetermine 1986/87)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	14,3	12,4	13,4
Gedüngt :	21,8	19,4	20,6
Signifik.:	0,022	0,038	0,027

Wie bei Fichte wurde in den Jahren 1986 und 1987 an allen Versuchspflanzen die Länge des Terminaltriebes sowie der beiden distalsten Lateraltriebe aufgenommen.

Die zwischen Kontrollpflanzen und gedüngten Pflanzen festgestellten Unterschiede in den Terminaltrieblängen konnten nicht abgesichert werden (Tab.37).

Tab.:37 Durchschnittliche Terminaltrieblängen im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Lärche, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahme-termine 1986/87)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	55,9	52,1	54,0
Gedüngt :	58,1	53,8	55,9
Signifik.:	0,379	0,642	0,392

Zur Quantifizierung des Einflusses des Stickstoffdüngung auf das Längenverhältnis zwischen Terminal- und Lateraltrieben wurde für alle Versuchspflanzen der T/L Wert errechnet.

Nur für das Jahr 1986 konnte für gedüngte Pflanzen gegenüber den Kontrollpflanzen ein signifikant geringerer T/L Wert nachgewiesen werden (Tab.38).

Tab.:38 Durchschnittliche T/L Werte (Terminal- : Lateraltrieb länge im Vergleich zwischen der Kontrolle und den zusammengefaßten Düngervarianten (Lärche, FoA Kipfenberg, Düngung mit Kalkammonsalpeter, Aufnahmetermine 1986/87)

	1986	1987	1986/87
Kontrolle:	1,39	1,27	1,33
Gedüngt :	1,18	1,25	1,22
Signifik.:	0,041	0,432	0,201

Wie bei Fichte, so führt auch bei Lärche die Düngung mit Kalkammonsalpeter zu deutlichen Veränderungen im Wuchs- und Verzweigungsverhalten.

Der in Topf- und Bestandsversuchen applizierte Stickstoff führte bei beiden Baumarten zu einer Erhöhung der Zahl der am Terminaltrieb gebildeten sylleptischen Triebe. Weiterhin war in den gedüngten Versuchsvarianten eine Verschiebung des Längenverhältnisses zwischen Terminal- und Lateraltrieben, zugunsten längerer Seitentriebe, zu beobachten.

3.7.5.2. Wirkung der Stickstoffdüngung auf den Ernährungszustand der Bestandesfichten und -lärchen

Wie bereits beschrieben führte die Düngung mit Kalkammonsalpeter bei jungen Fichten und Lärchen zu einer deutlichen Zunahme sylleptischer Triebe.

Um den Einfluß der Stickstoffgaben auf die Nährelementspiegelwerte zu ermitteln, wurden im Herbst des Düngejahres bei gedüngten und ungedüngten Probestäumen Nährelementanalysen durchgeführt (vgl. Abschn. 2.4.3.).

Bei der statistischen Auswertung wurden je Baumart und Standort die Analysenwerte der gedüngten Pflanzen zusammengefaßt und den Werten der Kontrollpflanzen gegenübergestellt.

Wie Tab.39 zeigt, führte die Düngung mit Kalkammonsalpeter bei Fichten und Lärchen an beiden Standorten zu einer deutlichen Erhöhung der N-Gehalte in den halbjährigen Nadeln. Parallel dazu nahmen die Cu-Gehalte in allen Fällen signifikant zu.

Weiterhin liegen die Ca-Gehalte bei den gedüngten Probestäumen beider Baumarten an beiden Standorten tiefer, die K-Gehalte höher als bei den Kontrollpflanzen. Dieses Ergebnis ist nur für Fichte/Thiergarten statistisch gesichert. Das häufig zu beobachtende antagonistische Aufnahmeverhalten für Ca- und K-Ionen wurde von KREUTZER (1967) nach Stickstoffdüngung auch bei Kiefer beschrieben.

Die Mg-Gehalte sind bei gedüngten Pflanzen stets geringer als bei ungedüngten. Für den Fall, daß diese nur für Lärche/Kipfenberg gesicherte Tendenz zu verallgemeinern ist, könnte es durch die verstärkte Wuchsleistung (vgl. Abschn. 3.7.5.1.) und die damit verbundene Zunahme der Nadelmasse nach N-Düngung zu einem Verdünnungseffekt bei diesem Element gekommen sein. Dabei ist bei Lärche im Gegensatz zu Fichte eine deutlich stärkere Abnahme der Mg-Gehalte bei gedüngten Pflanzen zu verzeichnen.

KREUTZER (1967) fand nach N-Düngung steigende P-Gehalte bei Kiefer und interpretierte sie als Fähigkeit der Bäume

bei gesteigertem N-Angebot auch mehr Phosphor aus dem Boden aufzunehmen. Ähnliche Verhältnisse für P ergaben sich bei diesen Untersuchungen nur bei Fichte. Im Gegensatz dazu nehmen die P-Gehalte bei Lärche in Kipfenberg und Thiergarten nach N-Düngung ab. Es handelt sich hierbei vermutlich wiederum um Verdünnungseffekte (ALCUBILLA et al. 1976).

Die signifikant geringeren S-Gehalte bei gedüngten Lärchen weisen vermutlich ebenfalls auf eine vorliegende Verdünnung hin (KREUTZER mündl. Mitteilung).

Tab.:39 Mittelwerte der Makro- (mg/g) und Mikronährelemente ($\mu\text{g/g}$) bei undüngten und gedüngten Fichten und Lärchen.
(Dünger: Kalkammonsalpeter; FoA Kipfenberg und Thiergarten; Probenzahl/Baumart und FoA: Kontrolle N=15, gedüngt N=45); T-Test: Elementgehalte und Kontrolle bzw. gedüngt (Prob.: Irrtumswahrscheinlichkeit; S.G.: Signifikanzgrad, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***)

Kipfenberg:

	Nährelementgehalt		T - Test	
	Kontrolle	Gedüngt	Prob.	S.G.
Fichte:				
N	15,6	17,7	0,001	***
P	2,53	2,57	0,812	-
K	8,00	8,35	0,542	-
Ca	5,55	5,19	0,436	-
Mg	0,83	0,80	0,604	-
S	1,27	1,29	0,439	-
Al	68	96	0,046	*
Mn	713	690	0,833	-
Cu	3,1	3,6	0,006	**

Lärche:

N	17,8	21,3	0,002	**
P	2,76	1,82	0,007	**
K	5,62	5,84	0,910	-
Ca	6,15	5,12	0,051	-
Mg	3,69	3,46	0,018	*
S	2,28	1,53	0,000	***
Al	68	76	0,694	-
Mn	479	314	0,015	*
Cu	4,1	5,2	0,002	**

Thiergarten:

	Nährelementgehalt		T - Test	
	Kontrolle	Gedüngt	Prob.	S.G.
Fichte:				
N	15,8	20,3	0,000	***
P	2,75	3,97	0,012	*
K	8,22	11,01	0,008	*
Ca	6,84	4,14	0,011	**
Mg	0,70	0,63	0,504	-
S	1,59	1,64	0,303	-
Al	108	138	0,141	-
Mn	4483	2543	0,006	**
Cu	3,5	4,3	0,047	*

Lärche:

N	18,5	25,3	0,000	***
P	2,95	2,82	0,794	-
K	9,20	9,62	0,827	-
Ca	5,96	5,03	0,204	-
Mg	1,39	1,10	0,161	-
S	2,89	2,07	0,000	***
Al	216	270	0,299	-
Mn	2882	3324	0,505	-
Cu	4,3	5,5	0,010	**

Bei der weiteren Betrachtung wurden die Analysenwerte der Einzelbäume - unabhängig von der Art der Behandlung - bei Fichten und Lärchen zu zwei Gruppen zusammengefaßt, wobei die erste Gruppe jeweils Prohebäume ohne deutlich gestreckte sylleptische Triebe ($< 2\text{cm}$), die zweite Gruppe Prohebäume mit deutlich gestreckten sylleptischen Trieben ($> 2\text{cm}$) am einjährigen Terminaltrieb beinhaltet. Die Auswertung erfolgte getrennt nach Standorten. Lärchen aus dem FoA Thiergarten konnten hierbei nicht berücksichtigt werden, da keine ausreichende Zahl von Bäumen ohne sylleptische Triebbildung zur Verfügung stand.

Auf beiden Standorten weisen Fichten und Lärchen mit deutlicher sylleptischer Triebstreckung signifikant höhere N-Gehalte auf als Bäume, bei denen allenfalls

schwache Syllepsis auftrat (Tab.40). Höhere Cu-Gehalte bei Bäumen mit Syllepsis konnten nur für Fichte/Kipfenberg abgesichert werden. Für Lärche/Kipfenberg und Fichte/Thiergarten waren jedoch gleichsinnige, aber nicht signifikante Unterschiede der Cu-Gehalte festzustellen. Die geringeren Mg- und P-Gehalte bei Lärchen mit sylleptischen Trieben aus Kipfenberg deuten eventuell gegenüber Prohebäumen ohne Syllepsis auf einen Verdünnungseffekt durch die zusätzliche Produktion von Nadelmasse hin. Bei Fichten auf beiden Standorten war in Bezug auf die Mg- und P-Gehalte bei Bäumen mit und ohne Syllepsis kein einheitlicher Trend zu erkennen.

Tab.:40 Mittelwerte der Makro- (mg/g) und Mikronährelemente ($\mu\text{g/g}$) bei Fichten und Lärchen mit und ohne Syllepsis. (FoA Kipfenberg und Thiergarten); T-Test: Elementgehalte und Bäume mit bzw. ohne Syllepsis (Prob.: Irrtumswahrscheinlichkeit; S.G.: Signifikanzgrad, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***)

Kipfenberg:

	Nährelementgehalt		T - Test	
	ohne Syllepsis	mit Syllepsis	Prob.	S.G.
Fichte:				
N	16,6	17,7	0,043	*
P	2,62	2,50	0,451	-
K	8,54	7,97	0,260	-
Ca	4,98	5,62	0,100	-
Mg	0,79	0,83	0,310	-
S	1,27	1,33	0,159	-
Al	94	83	0,452	-
Mn	569	825	0,007	**
Cu	3,3	3,7	0,009	**

Lärche:

N	19,2	21,3	0,039	*
P	2,16	1,91	0,255	-
K	4,47	6,37	0,001	***
Ca	5,53	5,13	0,748	-
Mg	3,89	3,66	0,516	-
S	1,75	1,66	0,472	-
Al	74	73	0,992	-
Mn	229	117	0,528	-
Cu	4,7	5,1	0,213	-

Thiergarten:

	Nährelementgehalt		T - Test	
	ohne Syllepsis	mit Syllepsis	Prob.	S.G.
Fichte:				
N	19,5	23,7	0,022	*
P	3,57	3,94	0,457	-
K	10,36	10,43	0,978	-
Ca	4,95	4,38	0,602	-
Mg	0,65	0,62	0,936	-
S	1,70	1,72	0,878	-
Al	124	142	0,384	-
Mn	3014	2984	0,969	-
Cu	3,9	4,3	0,278	-

Abschließend ist festzuhalten, daß trotz bereits guter N-Versorgung auf beiden Standorten die N-Gehalte durch die Applikation von Kalkammonsalpeter bei beiden Baumarten signifikant zunahmen. Dabei war bei Lärche ein stärkerer Anstieg der N-Gehalte (Zunahme Kipfenberg 19,7%, Thiergarten 36,8%) als bei Fichte (Zunahme Kipfenberg 13,6%, Thiergarten 28,5%) zu beobachten.

Wie in Abschn. 3.7.5.1. beschrieben, bilden junge Lärchen nach N-Düngung weit mehr und häufiger sylleptische Triebe aus als gleichaltrige Fichten. Unter dem Gesichtspunkt dieser gesteigerten Triebbildung kann die Abnahme der Ca-Mg-, P- und S-Gehalte als Verdünnungseffekt gewertet werden.

Die Cu-Gehalte lagen bei beiden Baumarten bei gedüngten Bäumen höher, als bei ungedüngten.

Diese Ergebnisse werden insbesondere bei Lärche durch den behandlungsunabhängigen Vergleich von Bäumen mit und ohne Syllepsis unterstrichen.

3.7.6. Zusammenhang zwischen Wachstumsparametern und der Bildung sylleptischer und regulärer Triebe bei Lärche

GRUBER (1987) wies signifikante Zusammenhänge zwischen zunehmender Wuchsleistung und verstärkter sylleptischer und regulärer Triebbildung bei jungen Fichten nach. Auf Grund dieser bereits vorliegenden Ergebnisse wurden die Untersuchungen dieser Arbeit auf junge Lärchen begrenzt.

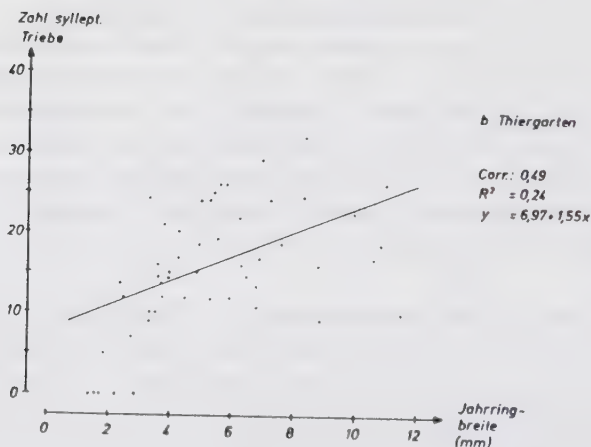
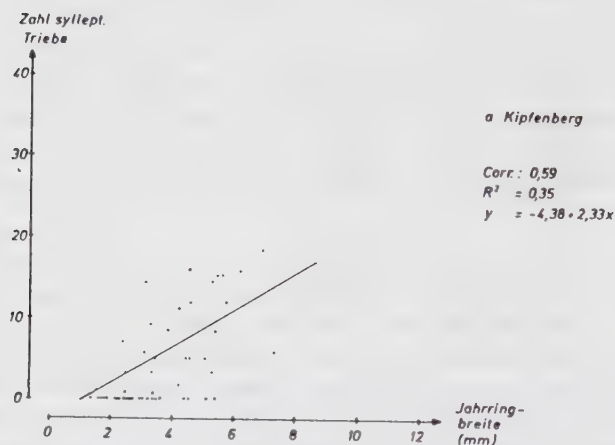
3.7.6.1. Beziehungen zwischen der Anzahl sylleptischer Triebe und dem Radialzuwachs, der Terminaltrieblänge und dem Nadelgewicht

An den in Kipfenberg und Thiergarten entnommenen Probelärchen (Abschn. 3.2.) wurde der Einfluß der Terminaltrieblänge und des Radialzuwachses, sowie bei den Probeläusern aus Kipfenberg zusätzlich der Einfluß des Nadelgewichtes auf die Zahl sylleptischer Triebe untersucht.

Dabei wurde so verfahren, daß bei allen Probeläusern jahresweise von 1982-86 die Jahrringbreite (in mm) bzw. die Terminaltrieblänge (in cm) der Zahl der am Terminaltrieb gleichen Alters gebildeten sylleptischen Triebe ($> 0,5\text{cm}$) gegenübergestellt wurde.

An den untersuchten Lärchen aus beiden Forstämtern ist ein gesicherter linearer Zusammenhang zwischen zunehmender Jahrringbreite und ansteigender Zahl sylleptischer Triebe am Terminaltrieb nachweisbar (Abb.43a, 43b). Im Mittel liegen die Werte für beide Parameter in Kipfenberg deutlich tiefer als in Thiergarten. Während an den Probeläusern aus dem FoA Kipfenberg durchschnittlich 3,3 sylleptische Triebe pro Terminaltrieb gebildet wurden, wiesen die Lärchen aus dem FoA Thiergarten durchschnittlich 16,3 sylleptische Triebe auf. Im gleichen Zeitraum lag der mittlere Radialzuwachs in Kipfenberg bei 2,88mm, in Thiergarten bei 5,11mm.

Abb.:43 Beziehung zwischen Jahrringbreite (in mm) und Anzahl sylleptischer Triebe am Terminaltrieb von 1982-86 bei Lärche (a FoA Kipfenberg, b FoA Thiergarten; Baumzahl/FoA N=10)

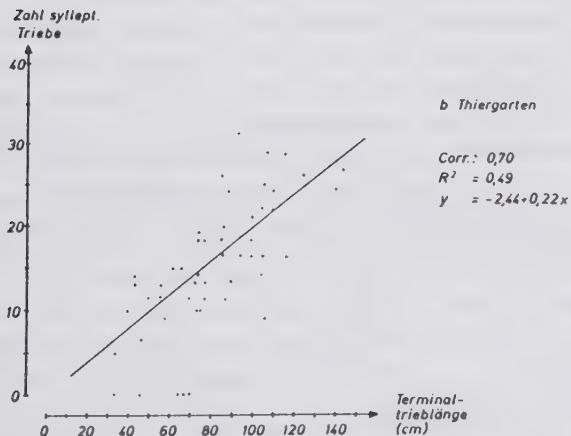
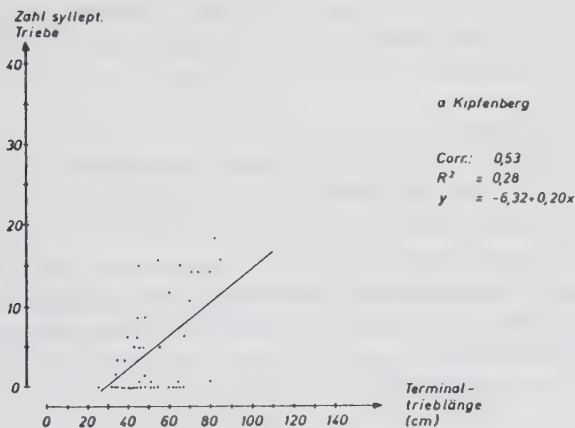


Am gleichen Probenmaterial besteht in beiden Forstämtern ebenfalls eine gesicherte lineare Abhängigkeit zwischen der Terminaltrieblänge und der Zahl der daran gebildeten sylleptischen Triebe (Abb.44a, 44b). Mit zunehmender Trieb länge steigt in beiden Forstämtern die Zahl syllep-

tischer Triebe etwa gleichmäßig an.

Der Mittelwert der Terminaltrieblänge von 1982-86 lag bei den Prohebäumen aus Kipfenberg bei 49,4cm, aus Thiergarten bei 98,3cm.

Abb.:44 Beziehung zwischen Terminaltrieblänge (in cm) und Anzahl sylleptischer Triebe von 1982-86 bei Lärche (a FoA Kipfenberg, b FoA Thiergarten; Baumzahl/FoA N=10)



Betrachtet man die Abhängigkeit der Zahl sylleptischer Triebe vom Radialzuwachs sowie von der Terminaltrieblänge näher, so wird deutlich, daß insbesondere in Kipfenberg trotz großer Triebblängen bzw. starken Radialzuwachses häufig keine sylleptischen Triebe gebildet wurden.

In Kipfenberg bildeten zwei Individuen, in Thiergarten eines aus den untersuchten Kollektiven trotz hoher Zuwachswerte von 1982-86 keine sylleptische Triebe aus.

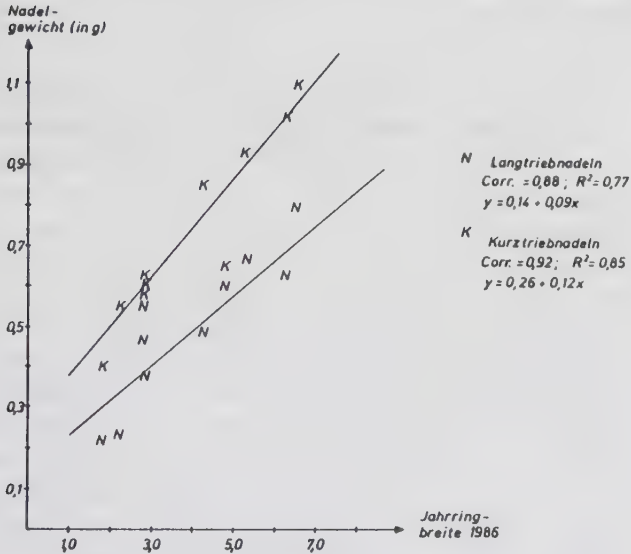
Aus diesen Ergebnissen kann gefolgert werden, daß neben der aktuellen Wuchsleistung die sylleptische Triebbildung primär von der genetischen Disposition abhängig zu sein scheint.

An den Probebäumen aus Kipfenberg wurden nach der unter Abschn. 2.2.3. beschriebenen Methode Langtrieb- und Kurztriebnadeln entnommen.

Die Abhängigkeit zwischen der zunehmenden Zahl der am einjährigen Terminaltrieb gebildeten sylleptischen Triebe und dem durchschnittlichen 100-Langtriebnadelgewicht bzw. dem 10-Kurztriebnadelgewicht konnte statistisch nicht abgesichert werden.

Im Zuge der weiteren Auswertung war jedoch ein positiv linearer Zusammenhang zwischen dem Gewicht von Kurztrieb- und Langtriebnadeln und dem Radialzuwachs nachzuweisen (Abb.45). Berücksichtigt man bei diesem Ergebnis die bereits beschriebene Abhängigkeit (s.o.) zwischen dem Radialzuwachs und der Zahl sylleptischer Triebe, so scheint das Nadelgewicht, als weiterer Vitalitätsparameter eine wenn auch geringe Bedeutung für die Entstehung sylleptischer Triebe zu haben.

Abb.:45 Beziehung zwischen Nadelgewicht und Radialzuwachs 1986 bei Lärche (FoA Kipfenberg; Baumzahl N=10)



3.7.6.2. Beziehung zwischen der Anzahl regulärer Jahrestriebe und dem Radialzuwachs

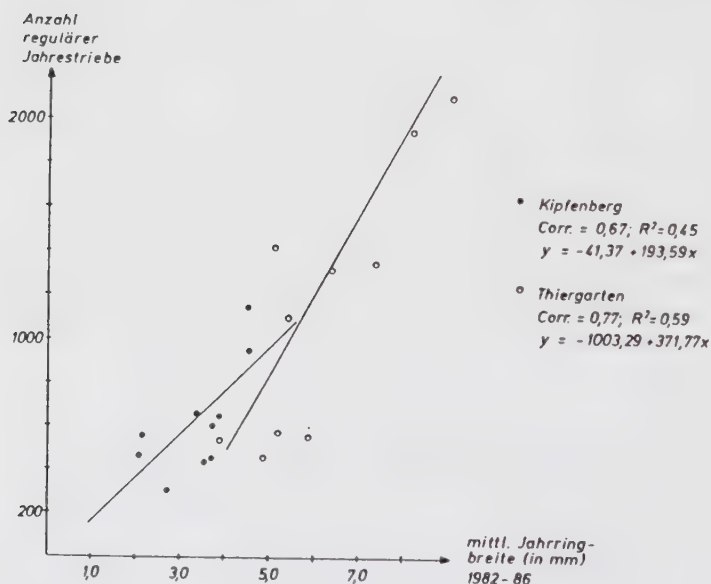
Am gleichen Probenmaterial wurde für jeden Baum nach Formel (4) die Gesamtzahl aller, an den bis zu 5 Jahre alten Ästen gebildeten regulären Jahrestriebe errechnet. Der so ermittelten Triebzahl wurde die mittlere Jahringbreite von 1982-86 gegenübergestellt.

Wie Abb.46 zeigt, besteht in beiden Forstämtern an den untersuchten Lärchen ein linearer Zusammenhang zwischen der Zahl regulär gebildeter Jahrestriebe und der durchschnittlichen Jahringbreite von 1982-86. In beiden Fäl-

len steigt mit zunehmender Jahrringbreite die Zahl regulärer Jahrestriebe an.

Im Mittel aller 10 Prohebäume waren dabei im FoA Kipfenberg 648, im FoA Thiergarten 1083 reguläre Jahrestriebe gebildet worden.

Abb.:46 Beziehung zwischen durchschnittlichem Radialzuwachs von 1982-86 (in mm) und Anzahl regulär gebildeter Jahrestriebe in den FoA Kipfenberg und Thiergarten (Probenzahl/FoA N=10)



Die gefundenen Beziehungen insbesondere zwischen dem Radialzuwachs sowie der Terminaltrieblänge und der Zahl sylleptischer bzw. regulärer Triebe weisen auf einen deutlichen Zusammenhang zwischen zunehmender Wuchsleistung und verstärkter sylleptischer und regulärer Triebbildung bei jungen Lärchen hin.

3.7.7. Einfluß der Witterung auf die Bildung sylleptischer Triebe bei Lärche

Die Bedeutung der Witterung für die Bildung sylleptischer Triebe an Terminaltrieben wurde nur bei Lärchen untersucht.

Wie in Tab. 1 aufgeführt, bestehen in den langjährigen Mittelwerten der jährliche Niederschlagssumme und der Jahrestemperatur zwischen den FoA Kipfenberg und Thiergarten keine wesentlichen Unterschiede. Um dennoch klimatische Verschiedenheiten zwischen den Standorten zu erkennen, wurde für beide Standorte für die Jahre 1982-87 der mittlere Trockenheitsindex für die Vegetationsperiode (MTI) nach KNOCH (1952) errechnet. Lufttemperatur und Niederschlag während der Monate Mai-Juli werden dabei zur Kennzeichnung der wachstumswirksamen Witterungswerte herangezogen.

Dabei gilt nach KNOCH (1952):

$$\text{Mittlerer Trockenheitsindex für die Vegetationsperiode : } \frac{4n}{t + 10} \cdot \frac{k}{30}$$

4 Faktor für die Vegetationsperiode Mai-Juli

n mittlere Niederschlagssumme der Vegetationsperiode Mai-Juli in mm

t mittlere Lufttemperatur der Vegetationsperiode Mai-Juli in °C

10 Konstante

k mittlere Zahl der Niederschlagstage von mind. 1,0mm in der Vegetationsperiode Mai-Juli

30 mittlere Zahl der Niederschlagstage von mind. 1,0mm in der Vegetationsperiode Mai-Juli für das ehemalige Reichsgebiet

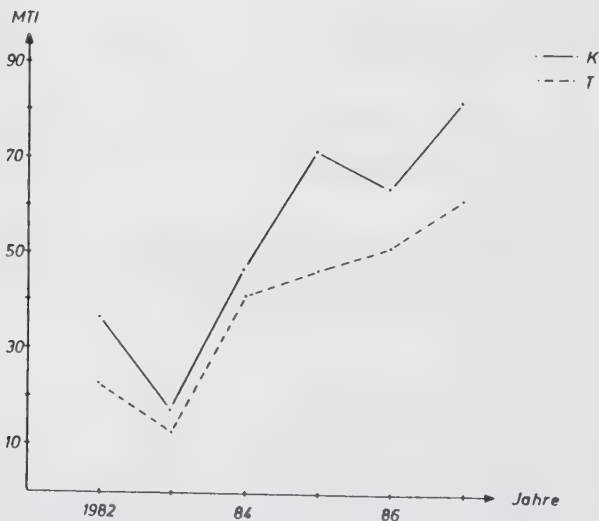
Mit zunehmendem Zahlenwert dieses Indexes sind, bei sonst gleichen Standortsverhältnissen, die witterungsabhängigen Wachstumsverhältnisse günstiger zu beurteilen.

Die meteorologischen Verhältnisse sind an beiden Standorten nach KNOCH (1952) ähnlich. Auf Grund langjähriger Witterungsbeobachtung errechnete er für den Raum Kipfenberg einen MTI von 40-45, für den Raum Thiergarten von 35-40.

Den in Abb.47 dargestellten MTI Werten für Kipfenberg und Thiergarten liegen die Witterungsdaten der nächstgelegenen Meßstationen Eichstätt und Regensburg zugrunde.

Geringe Niederschläge, hohe Lufttemperaturen sowie eine geringe Zahl von Niederschlagstagen ($>1,0\text{mm}$) führten in der Vegetationsperiode (Mai-Juli) 1983 in Kipfenberg und Thiergarten zum niedrigsten MTI Wert. In den Folgejahren nimmt der MTI zu und erreicht 1987 an beiden Standorten den höchsten Wert. Insgesamt betrachtet liegt die Kurve des Standortes Thiergarten in allen Einzeljahren unter den entsprechenden Werten des Standortes Kipfenberg (Abb.47).

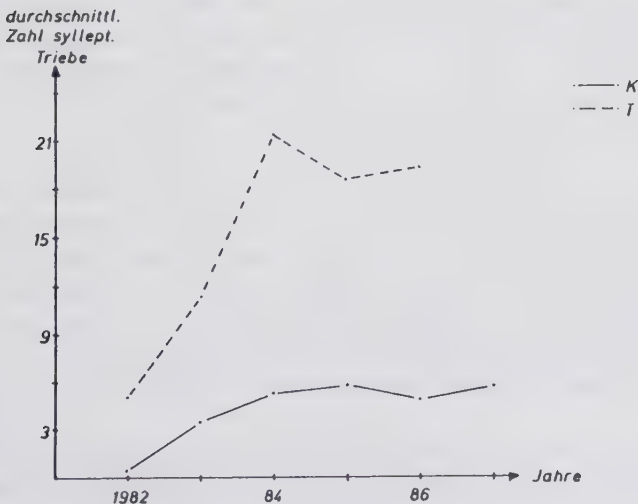
Abb.:47 Mittlerer Trockenheitsindex (MTI) für die Vegetationsperioden 1982-87 für die Standorte Kipfenberg (—) und Thiergarten (-----); berechnet nach KNOCH (1952)



Während der Mittelwert des MTI für den Zeitraum 1982-87 in Thiergarten mit 38,8 innerhalb der von KNOCH (1952) angegebenen Grenzen (35-40) liegt, weist der entsprechende MTI in Kipfenberg mit 53,8 gegenüber dem langjährigen Mittel einen deutlich höheren Wert auf (40-45).

Wird diesem Witterungsparameter die durchschnittliche Zahl der am einjährigen Terminaltrieb gebildeten sylleptischen Triebe gegenübergestellt (Abb.48), so zeigt sich, daß die ungünstigen MTI Werte des Jahres 1983 keinen hemmenden Einfluß auf die sylleptische Triebbildung hatten. Weiterhin weisen junge Lärchen im FoA Thiergarten in allen Einzeljahren, trotz ungünstigerer Witterungsverhältnisse deutlich mehr sylleptische Triebe auf, als im FoA Kipfenberg.

Abb.:48 Durchschnittliche Zahl sylleptischer Triebe am einjährigen Terminaltrieb in den Jahren 1982-87 bei Lärche (FoA Kipfenberg (—·—·—), Thiergarten (---·---); Probenzahl/FoA und Jahr N=50)



Auf Grund des starken Lärchenblasenfußbefalls konnte 1987 an den Probebäumen im FoA Thiergarten keine entsprechenden Daten erhoben werden.

Die im Untersuchungszeitraum herrschenden Niederschlags- und Temperaturverhältnisse scheinen somit an den Standorten Kipfenberg und Thiergarten keinen bestimmenden Einfluß auf die Bildung sylleptischer Triebe gehabt zu haben.

3.7.8. Einfluß des Baumalters auf die Bildung sylleptischer Triebe

SPÄTH (1912) beschreibt, daß sylleptische Triebe an jungen Pflanzen regelmäßig und häufig auftreten, an alten jedoch mitunter fehlen. Auch in neuerer Literatur finden sich Hinweise auf die Altersabhängigkeit sylleptischer Triebbildung (GRUBER 1987a,b).

In den bisherigen Untersuchungen waren jeweils 5-10jährige Probestämme verwendet worden. Um jedoch für weitere Aufnahmen entsprechende Zusammenhänge genauer quantifizieren zu können, wurden im Herbst 1986 im FoA Kipfenberg die diesjährigen Terminaltriebe von Fichten und Lärchen verschiedener Alterstufen auf sylleptische Triebe untersucht. Bei beiden Baumarten wurden nur mindestens 5cm lange sylleptische Triebe berücksichtigt, da bei der Ansprache von Terminaltrieben älterer stehender Bäume Anfangsstadien sylleptischer Triebstreckung nicht mehr erkennbar gewesen wären.

In den einzelnen Alterstufen wurden bei Fichte 100, bei Lärche 50 Bäume aufgenommen. Für die Alterstufen 5 Jahre und 15 Jahre standen bei Lärche keine entsprechende Zahl von Versuchsbäumen zur Verfügung.

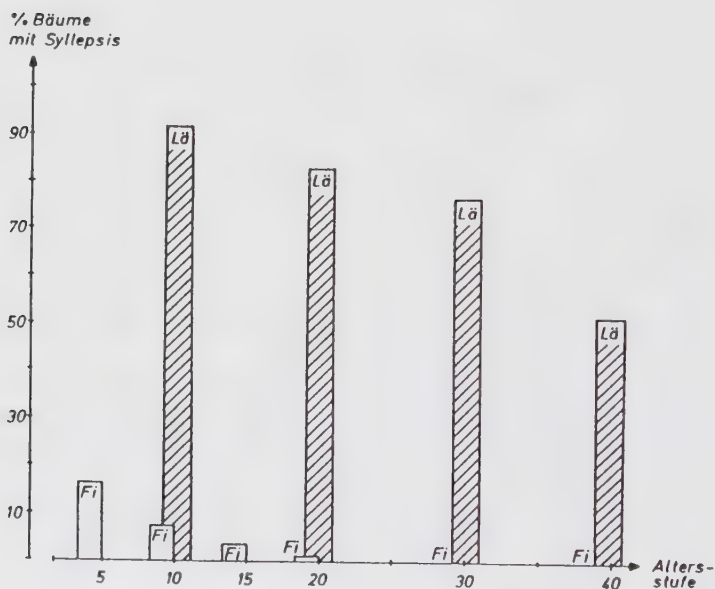
Das Alter der Probestämme wurde durch Quirlzählung ermittelt.

Mit zunehmendem Baumalter nimmt bei Fichten und Lärchen der Prozentsatz der Bäume, die am diesjährigen Terminaltrieb sylleptische Triebe gebildet haben deutlich ab. Ausgehend vom Alter 5 geht bei Fichte alle 5 weitere Jahre der Anteil der Bäume mit sylleptischen Trieben um etwa die Hälfte zurück. Ab dem Alter 30 werden keine deutlich gestreckten (> 5cm) sylleptischen Triebe mehr gebildet.

Im Gegensatz dazu liegen in den einzelnen Altersstufen die Werte bei Lärche weit über den entsprechenden Werten

bei Fichte. Im Alter 40 weisen noch rund die Hälfte aller Lärchen sylleptische Triebe auf (Abb.49).

Abb.:49 Prozentanteil von Fichten (Fi) und Lärchen (Lä) mit sylleptischen Trieben (> 5cm) in verschiedenen Alterstufen (N/Alterstufe Fichte: 100; Lärche: 50)



3.7.9. Zusammenhang zwischen Schäden des Lärchenblasenfußes (*Thaeniothrips laricivorus* Krat.) und Syllepsis

Im Jahr 1987 litten die Lärchen im FoA Thiergarten stark unter dem Lärchenblasenfuß. Dadurch bestand die Möglichkeit, Zusammenhänge zwischen der Schadensintensität und der sylleptische Triebbildung genauer zu untersuchen.

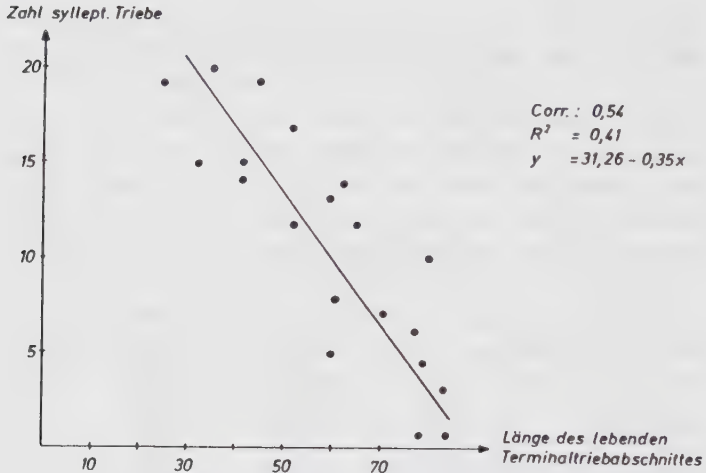
An einjährigen Terminaltrieben, zum Teil auch an gleichaltrigen Lateraltrieben 1.Ordnung waren an den befallenen Bäumen die für den Blasenfuß typischen, von PRELL (1942), POSTNER (1973) und SCHWERDTFEGGER (1987) beschriebenen Symptome wie Querrißbildung, starker Harzaustritt und Nadelverkrümmungen ("Nadelsträube") zu beobachten. Das Schadensausmaß zeigte deutliche individuelle Unterschiede.

Ende August 1987 wurden bei 10 symptomfreien, sowie bei 20 befallenen Lärchen jeweils die Zahl der sylleptischen Triebe ermittelt, die am einjährigen Terminaltrieb und an den 4 distalsten einjährigen Lateraltrieben 1.Ordnung gebildet worden waren.

Abhängig von der Stärke der Saugschäden waren zum Aufnahmezeitpunkt an den Terminaltrieben von der Spitze her bereits unterschiedlich lange Triebteile abgestorben. Wie Abb.49 zeigt, stieg dabei mit abnehmender Länge des verbleibenden, lebenden Triebteiles die Zahl der daran gebildeten sylleptischen Triebe an.

An zwei der sylleptischen Triebe konnte sogar beobachtet werden, daß sie sich im gleichen Jahr nochmals sylleptisch verzweigten. Dieses Phänomen der zweifachen Syllepsis (vgl. Abb.50) war bei keiner anderen, in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchung aufgetreten.

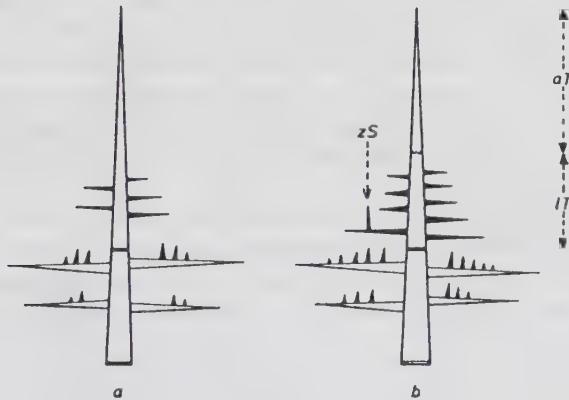
Abb.:49 Beziehung zwischen verbleibender, lebender Terminaltrieblänge nach Lärchenblasenfußbefall und Anzahl sylleptischer Triebe



An den Lateraltrieben der befallenen Lärchen traten zwar ebenfalls Schäden auf, sie blieben jedoch i.d.R. auf die äußeren 5-10cm des Triebes beschränkt.

Im Unterschied zu symptomfreien Probestämmen mit durchschnittlich 3,4 deutlich gestreckten sylleptischen Trieben an den 4 distalsten Lateraltrieben, waren bei geschädigten Lärchen an entsprechenden Trieben 5,1 sylleptische Triebe gebildet worden (Abb.50).

Abb.:50 Schematische Darstellung sylleptischer Triebbildung an Terminal- und Lateraltrieben bei symptomfreien Lärchen (a) und Lärchen mit starkem Blasenfußbefall (b); (lT: lebender Triebteil, aT: abgestorbener Triebteil, zS: zweifache Syllepsis (Erklärung s. Text))



Saugschäden durch den Lärchenblasenfuß führen bei jungen Lärchen offensichtlich zu einer deutlichen Zunahme der am verbleibenden, lebenden Terminaltriebteil, sowie an einjährigen Lateraltrieben gebildeten sylleptischen Triebe.

3.7.10. Zusammenhänge zwischen "neuartigen Waldschäden" und der Bildung sylleptischer und regulärer Triebe bei Fichte

Im deutlich stärker vom Waldsterben betroffenen FoA Thiergarten waren, im Gegensatz zum FoA Kipfenberg an jungen Lärchen mehr reguläre und sylleptische, an jungen Fichten mehr sylleptische Triebe gebildet worden (Abschn. 3.7.2.1).

Wegen der ausgeprägten Standortsunterschiede zwischen den beiden Forstämtern war durch den bisherigen Versuchsan-satz nicht zu klären, ob die im FoA Thiergarten beobach-tete verstärkte Triebbildung auf Waldsterbenseinflüsse zurückzuführen ist.

Weitergehende Untersuchungen zu dieser Frage wurden auf Fichte begrenzt. In keinem der Forstämter stand eine ent-sprechende Zahl junger Lärchen zur Verfügung.

3.7.10.1. Zusammenhänge zwischen Syllepsis an Jungfichten und dem Schadensgrad benachbarter Fichtenaltbe-stände

Anhand von Infrarot-Luftbildern führte die FVA München 1984 im Deisenhofener und Höhenkirchener Forst (FoA Sauerlach) eine Schadansprache an Altfichten durch. Entlang von Befliegungstreifen wurden dabei an vorher fest-gelegten Gitterpunkten die Kronen der Probestämme in die Schadstufen 0 bis 4 eingestuft. Es zeigte sich, daß im Höhenkirchner Forst der Anteil der stark geschädigten Altfichten (=Summe der Schadstufen 2-4) mit 68% nahezu doppelt so hoch war wie im Deisenhofener Forst (36%). Auch innerhalb eines Waldgebietes traten deutliche Unter-schiede in der Schadintensität auf (MAYER 1985).

In Anlehnung an diese Daten wurden in der Nähe jeweils eines Gitterpunktes in beiden Forsten im Herbst 1985 je-weils 15. maximal 50m entfernte Probebestände 5-7jähriger

Fichten ausgewählt. Je Bestand wurden 50 Probebäume nach dem Vorkommen von sylleptischen Trieben am Terminaltrieb 1985, die länger als 2cm waren, aufgenommen.

Der Anteil stark geschädigter Altfichten (Schadstufen 2-4) in der Nachbarschaft dieser Probebestände betrug im Höhenkirchener Forst 72% im Deisenhofener Forst 39%. Die von MAYER (1985) im Vergleich der beiden Forsten gefundenen Unterschiede in der Schadintensität spiegeln sich in den ausgewählten Probebeständen nahezu im gleichen Ausmaß wieder.

Wie Tab.41 zeigt, ist die Zahl junger Fichten, die am Terminaltrieb 1985 sylleptische Triebe aufweisen, im stärker geschädigten Höhenkirchener Forst signifikant geringer, als im geringer geschädigten Deisenhofener Forst ($p=0,000$).

Tab.:41 Anzahl 5-7jähriger Fichten im Deisenhofener und Höhenkirchener Forst mit und ohne sylleptische Triebbildung am Terminaltrieb 1985

	Deisenhofener Forst	Höhenkirchener Forst
% Anteil stark geschädigter Alt- fichten :	39%	72%
Zahl Bäume ohne syllept. Triebe:	654	727
Zahl Bäume mit syllep. Trieben:	96	23

Ordnet man alle Probeflächen unabhängig vom Waldort in zwei unterschiedliche Schadgruppen ein, wobei der Schadgrad der benachbarten Altbestände zugrunde gelegt wurde, so ergab sich ein ähnliches Ergebnis.

Junge Fichten, die in der Nähe von Altbeständen stocken, bei denen mehr als 51% der Bäume den Schadklassen 2-4 angehören, weisen signifikant seltener sylleptische Triebe am Terminaltrieb 1985 auf ($p=0,0002$) als Jungfichten neben wenig geschädigten Althölzern (Tab.42).

Tab.:42 Anzahl 5-7jähriger Fichten mit und ohne syllep-
tische Triebbildung am Terminaltrieb 1985 in
Beziehung zum Schadgrad benachbarter Altbestän-
de (Deisenhofener und Höhenkirchener Forst);
(Schadgrad = % Anteil stark geschädigter Alt-
fichten der Schadstufen 2-4)

	Schadgrad benachbarter Altbestände	
	0 - 50%	51 - 100%
Zahl Bäume ohne syllept. Triebe:	672	709
Zahl Bäume mit syllep. Trieben:	79	40

Um den Einfluß standörtlicher Unterschiede zwischen den
beiden Forsten auszuschließen, wurden die 15 Probeflächen
aus dem Deisenhofener Forst gesondert statistisch ausge-
wertet.

Wiederum ist die Zahl junger Fichten mit sylleptischer
Triebbildung am Terminaltrieb 1985 in der Nähe stärker
geschädigter Altbestände signifikant niedriger ($p=0,025$)
als in der Nähe geringer geschädigter Altbestände
(Tab.43).

Tab.:43 Anzahl 5-7jähriger Fichten mit und ohne syllep-
tische Triebbildung am Terminaltrieb 1985 in Ab-
hängigkeit vom Schadgrad benachbarter Altbestän-
de (Deisenhofener Forst); Schadgrad = % Anteil
stark geschädigter Altfichten der Schadstufen
2-4

	Schadgrad benachbarter Altbestände	
	0 - 50%	51 - 100%
Zahl Bäume ohne syllept. Triebe:	293	361
Zahl Bäume mit syllep. Trieben:	57	39

Aus statistischen Gründen (Erwartungshäufigkeit E nicht in
allen Feldern >5) konnte diese Auswertung für den Höhen-
kirchener Forst nicht durchgeführt werden.

3.7.10.2. Zusammenhänge zwischen der Bildung und Entwicklung regulärer Triebe und dem individuellen Schadensgrad

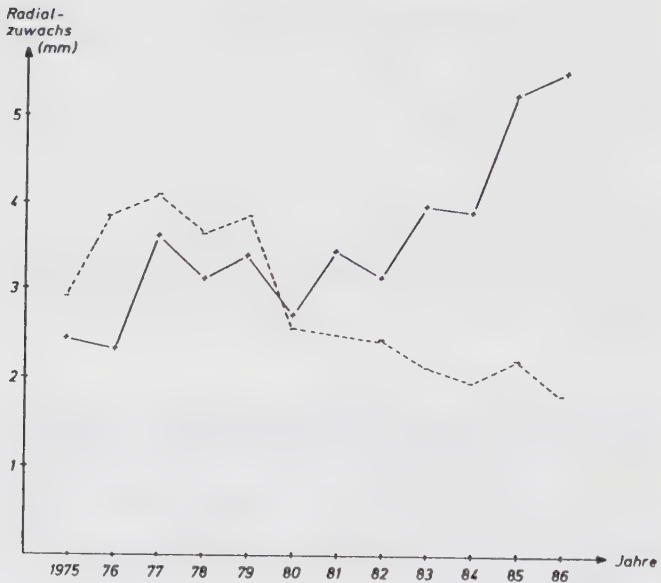
Die Untersuchungen wurden in einem Hochlagenbestand (1150m ü.N.N.) im FoA Bodenmais an 20-25jährigen Fichten durchgeführt. In diesem Bestand sind starke Nadelverluste und Vergilbungserscheinungen an Jungfichten die Regel. Von jeweils 5 stark geschädigten (Schadstufe 3) und 5 weitgehend symptomfreien (Schadstufe 0 bis 1) Probestäumen wurden nach der unter 2.2.3. beschriebenen Methode Probestämme entnommen und auf die Anzahl regulär gebildeter Triebe sowie deren weitere Längenentwicklung untersucht.

3.7.10.2.1. Zuwachsvergleiche zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probestäumen

Um im Zusammenhang mit der rein optischen Schadansprache auch Aussagen über die Wuchsleistung der untersuchten Probestäume machen zu können wurden Jahrringbreitenmessungen an Bohrkernen und Triebblängenmessungen an Jahrestrieben 1.Ordnung durchgeführt.

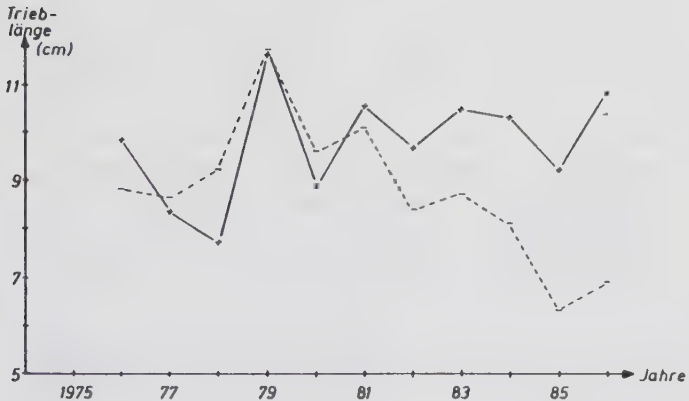
Die zur Schadstufe + zusammengefaßten, weitgehend symptomfreien Bäume weisen seit 1980 einen deutlich ansteigenden Radialzuwachs auf. Im Gegensatz dazu nimmt seither in der Schadstufe - die Jahrringbreite ab (Abb.51).

Abb.:51 Durchschnittlicher Radialzuwachs (in mm) deutlich geschädigter (-) und weitgehend symptomfreier (+) Probestäume 1975-1986 (jeweils Mittelwert aus 5 Bäumen)



Auch bezüglich der Länge von Jahrestrieben 1. Ordnung zeigt sich seit 1981 eine deutliche Differenzierung zwischen den Schadstufen + und -. Während die Trieb länge in der Schadstufe + mit 10 ± 1 cm etwa konstant bleibt, fällt sie in der Schadstufe - auf ca. 7 cm ab (Abb.52).

Abb.:52 Durchschnittliche Jahrestrieblängen (in cm) von Verzweigungen 1.Ordnung bei deutlich geschädigten (-) und weitgehend symptomfreien (+) Probebäumen 1975-1986 (je Schadstufe Mittelwert aus 5 Bäumen)



3.7.10.2.2. Häufigkeiten von Verzweigungen 2. und 3.Ordnung. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probebäumen

An den je Probebaum entnommenen 5-, 7-, 9- und 11jährigen Probeästen (Probenzahl/Astalter N=2) wurden die Zahl der Verzweigungen 2. und 3.Ordnung ermittelt. Deutlich geschädigte und weitgehend symptomfreie Bäume wurden wiederum zu den Schadstufen + bzw. - zusammengefaßt.

Wie Tab.44 zeigt, werden in der Schadstufe + mit durchschnittlich 9,23 Verzweigungen 2.Ordnung je Jahrestrieb 1.Ordnung ca. 30% mehr Triebe gebildet als in der

Schadstufe - mit 6,81 ($p=0,043$). In beiden Schadstufen nimmt die Zahl der Verzweigungen 2.Ordnung je Jahrestrieb mit zunehmendem Astalter ab.

Tab.:44 Durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2.Ordnung je Jahrestrieb 1.Ordnung in den Schadstufen + und - an 5-,7-,9- und 11jährigen Ästen

Schad- stufe	Astalter (Jahre)				Gesamt- mittel
	5	7	9	11	
+	11,26	9,88	8,40	7,36	9,23
-	8,04	6,94	6,40	5,84	6,81

Im Gegensatz dazu ist die durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 3.Ordnung je Jahrestrieb 2.Ordnung in beiden Schadstufen etwa gleich ($p=0,715$). Ein Einfluß des Astalters auf die Bildung von Verzweigungen 3.Ordnung ist nicht erkennbar (Tab.45).

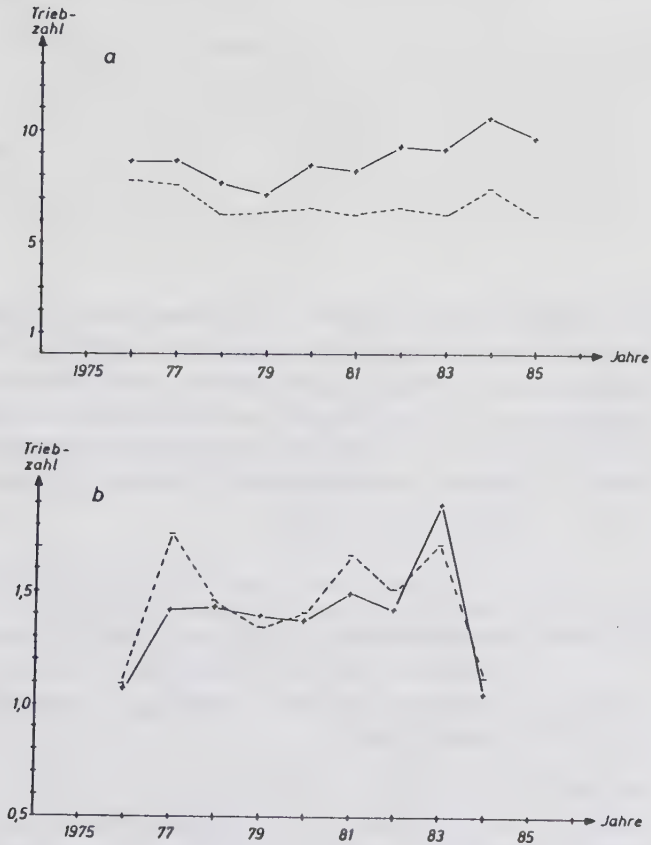
Tab.:45 Durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 3.Ordnung je Jahrestrieb 2.Ordnung in den Schadstufen + und - an 5-,7-,9- und 11jährigen Ästen

Schad- stufe	Astalter (Jahre)				Gesamt- mittel
	5	7	9	11	
+	1,40	1,40	1,43	1,50	1,43
-	1,53	1,50	1,50	1,27	1,45

Wird die Zahl der regulär gebildeten Verzweigungen auf die einzelnen Jahrestriebalter der Mutterachse bezogen, so zeigt sich, daß in der Schadstufe - seit 1976 weniger Verzweigungen 2.Ordnung gebildet wurden als in der Schadstufe + (Abb. 53a). Seit 1980 weichen die Kurven jedoch deutlich auseinander.

Mit Ausnahme des Jahres 1980 verlaufen die entsprechenden Kurven für Verzweigungen 3.Ordnung parallel und weisen nur geringe Unterschiede zwischen den beiden Schadstufen auf (Abb.:53 b).

Abb.:53 Durchschnittliche Triebzahl von Verzweigungen 2.Ordnung (a) und 3.Ordnung (b) pro Jahrestrieb 1.Ordnung unterschiedlichen Alters in den Schadstufen + und -



Der Einfluß der Länge von Jahrestrieben 1.Ordnung auf die Zahl von Verzweigungen 2. und 3.Ordnung ist in Tab.46 dargestellt. Dabei wurde eine Zunahme der Trieblänge bzw. der Triebzahl gegenüber dem jeweiligen Vorjahr mit Z, eine Abnahme mit A angegeben.

Tab.:46 Abhängigkeit der durchschnittlichen Triebzahl der Verzweigungen 2. und 3.Ordnung von der Jahrestrieblänge der Verzweigungen 1.Ordnung in den Schadstufen + und - (JTL Jahrestrieblänge von Verzweigungen 1.Ordnung; TZ2 Triebzahl von Verzweigungen 2.Ordn.; TZ3 Triebzahl von Verzweigungen 3.Ordnung; Z = Zunahme der Triebzahl bzw. -länge, A = Abnahme der Triebzahl bzw. -länge)

		Jahre									
		1977	78	79	80	81	82	83	84	85	86
Schad- stufe +	JTL:	A	A	Z	A	Z	A	Z	A	A	Z
	TZ2:	Z	A	A	Z	A	Z	A	Z	A	
	TZ3:	Z	Z	A	A	Z	A	Z	A		
Schad- stufe -	JTL:	A	Z	Z	A	Z	A	Z	A	A	Z
	TZ2:	A	A	Z	Z	Z	Z	A	Z	A	
	TZ3:	Z	A	A	Z	Z	A	Z	A		

Mit einer einzigen Ausnahme beeinflußt die Trieblänge der Jahrestriebe 1.Ordnung die Zahl der gebildeten Verzweigungen 2. und 3.Ordnung. Unabhängig vom Schadensgrad bedingt eine Zu- bzw. Abnahme der Trieblänge im folgenden Jahr einen Anstieg bzw. Rückgang der Zahl der Verzweigungen 2.Ordnung. Verzweigungen 3.Ordnung folgen diesem Trend ein weiteres Jahr später.

3.7.10.2.3. Eingestelltes Längenwachstum bei Verzweigungen 2. und 3.Ordnung. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probehäumen

Wie bereits in Abschn. 3.6. dargelegt, stellen Verzweigungen 2. und 3.Ordnung mit zunehmendem Alter häufig ihr Längenwachstum ein. Zur Auswertung der Verzweigungen 2. und 3.Ordnung, die ihr Längenwachstum eingestellt haben, wurde die unter Pkt. 3.7.10.2.2. beschriebene Methode angewandt.

In der Schadstufe + stellen im Durchschnitt mit 30,8%

aller Verzweigungen 2.Ordnung ca. 15% weniger Triebe ihr Längenwachstum ein als in der Schadstufe - mit 45,1% ($p=0,043$). In beiden Schadstufen steigt mit zunehmendem Astalter der prozentuale Anteil der Triebe an, die ihr Längenwachstum einstellen (Tab.47).

Tab.:47 Prozentualer Anteil von Verzweigungen 2.Ordnung je Jahrestrieb 1.Ordnung mit eingestelltem Längenwachstum in den Schadstufen + und - an 5-, 7- 9- und 11jährigen Ästen

Schad- stufe	Astalter (Jahre)				Gesamt- mittel
	5	7	9	11	
+	3,7	15,6	35,2	57,2	30,8
-	9,6	34,1	53,4	63,6	45,1

Der gleiche Trend ist auch bei Verzweigungen 3.Ordnung zu beobachten. In der Schadstufe + stellen mit 56,4% rund 10% weniger Verzweigungen 3.Ordnung ihr Längenwachstum ein als in der Schadstufe - ($p= 0,043$). Mit zunehmendem Astalter steigt wiederum in beiden Fällen die Zahl der Triebe an, die ihr Längenwachstum eingestellt haben (Tab.48).

Tab.:48 Prozentualer Anteil von Verzweigungen 3.Ordnung je Jahrestrieb 2.Ordnung mit eingestelltem Längenwachstum in den Schadstufen + und - an 5-, 7- 9- und 11jährigen Ästen

Schad- stufe	Astalter (Jahre)				Gesamt- mittel
	5	7	9	11	
+	21,9	45,7	57,9	72,8	56,4
-	32,2	57,4	66,7	74,7	65,9

Weiterhin wurde ermittelt, wie hoch an den verschiedenen alten Jahrestrieben der 5-11jährigen Äste der prozentuale Anteil vom Verzweigungen 2. und 3.Ordnung ist, die ihr Längenwachstum eingestellt haben.

Wie Tab.49 zeigt, haben in beiden Schadstufen am Jahrestrieb 1976 alle Verzweigungen 2.Ordnung das Längenwachstum eingestellt. Mit abnehmendem Jahrestriebalter geht der prozentuale Anteil dieser Triebe zurück. In der Schadstufe + haben am Jahrestrieb 1984 alle Verzweigungen 2.Ordnung regelmäßig ausgetrieben. In den einzelnen Jahrestriebaltern liegen die Werte der Schadstufe - immer deutlich über der Schadstufe +.

Tab.:49 Prozentualer Anteil von Verzweigungen 2.Ordnung an den Jahrestrieben von Verzweigungen 1.Ordnung mit eingestelltem Längenwachstum in den Schadstufen + und -

Schad- stufe			Jahrestriebe 1.Ordn.						
	1976	77	78	79	80	81	82	83	84
+	100,0	86,2	74,0	77,2	60,3	55,7	31,2	2,2	0,0
-	100,0	100,0	90,3	87,5	82,3	65,6	52,7	23,2	0,5

Verzweigungen 3.Ordnung mit eingestelltem Längenwachstum folgen den bei Verzweigungen 2.Ordnung gefundenen Verhältnissen. Der prozentuale Anteil der Triebe mit eingestelltem Längenwachstum nimmt unabhängig vom Schadgrad mit steigendem Jahrestriebalter der Mutterachse zu. Die Werte für die einzelnen Jahrestriebalter liegen in der Schadstufe - wiederum über jenen der Schadstufe + (Tab.50).

Tab.:50 Prozentualer Anteil von Verzweigungen 3.Ordnung an den Jahrestrieben von Verzweigungen 1.Ordnung mit eingestelltem Längenwachstum in den Schadstufen + und -

Schad- stufe			Jahrestriebe 1.Ordn.						
	1976	77	78	79	80	81	82	83	
+	100,0	98,3	97,6	81,0	79,1	59,3	34,7	10,3	
-	100,0	100,0	98,8	83,3	77,4	61,1	39,9	15,5	

3.7.10.2.4. Gesamtquantifizierung regulärer Jahrestriebe. Vergleich zwischen geschädigten und weitgehend symptomfreien Probebäumen

Geschädigte und weitgehend symptomfreie Probebäume zeigten in den vorhergehenden Untersuchungen deutliche Unterschiede in der Verzweigungshäufigkeit und in der prozentualen Häufigkeit von Trieben mit eingestelltem Längenwachstum. Um beide Parameter für den gesamten Kronenaufbau gemeinsam berücksichtigen zu können, wurde das unter Abschn. 3.7.1. beschriebene Rechenmodell herangezogen.

Dabei gilt:

- die durchschnittliche Zahl von Verzweigungen 2. und 3.Ordnung muß in den beiden Schadstufen um den prozentualen Anteil der Triebe mit eingestelltem Längenwachstum mit folgender Formel korrigiert werden.

$$V_n \text{ korr.} = \frac{V_n \cdot (100 - \% \text{ Triebe mit eingest. Längenwachst.})}{100}$$

V_n = Verzweigungsfaktor n-ter Ordnung

Durch Einsetzen der entsprechenden Werte in die Korrekturformel ergeben sich die durchschnittlichen Verzweigungsfaktoren für Verzweigungen 2.Ordnung (V_2) und 3.Ordnung (V_3):

Verzw. faktor	Schadgrad	
	geschädigt	weitgeh. symptomfrei
V_2	3,74	6,38
V_3	0,95	1,08

- die ältesten entnommenen Probeäste waren 11jährig. Aus diesem Grund muß das Alter mit $x = 12$ eingesetzt werden.

- am 5-, 7-, 9- und 11jährigen Quirl waren je 2 Probeäste entnommen worden. Daher beträgt $V_1 = 2$.

Werden die Werte für V_1 , V_2 und V_3 getrennt nach den

Schadstufen + und - in Formel (4) eingesetzt, so ergibt sich:

durchschnittliche Zahl aller an bis zu 11jährigen Ästen gebildeten regulären Verzweigungen 1. bis 3.Ordnung in den Schadstufen + und - :

Schadstufe	Gesamtjahrestriebzahl
+	10147
-	5491

Die im FoA Bodenmais untersuchten geschädigten Jungfichten haben im oberen Kronenteil an bis zu 11jährigen Ästen gegenüber weitgehend symptomfreien Probestäumen ca. 45% weniger Jahrestriebe gebildet.

4. Diskussion

Ein eng verzahntes Gefüge vieler endogener und exogener Faktoren bestimmt den Aufbau der Krone von der Jungpflanze bis zum Altbaum. Dieser kontinuierlich verlaufende Prozeß der Entstehung und räumlichen Orientierung neuer Triebachsen ist primär genetisch festgelegt. Biotische und abiotische Einflüsse wirken modifizierend auf die Kronenarchitektur.

Die dadurch bedingte phänotypische Vielgestaltigkeit führte im Rahmen der seit Anfang der achtziger Jahre geführten Diskussionen über die neuartigen Waldschäden häufiger zu widerstreitende Meinungen über die Verwertbarkeit morphologischer Veränderungen im Verzweigungsverhalten als Schadsymptom (REHFUESS 1983, KRUG und SCHILL 1984, GRUBER 1987, SCHÜTT und SCHILL 1985).

Bei Kronenparametern wie Proventivtriebbildung oder Syllepsis bestand immer die Schwierigkeit die natürliche Streubreite des Merkmals von pathologischen Veränderungen zu trennen.

Seit den ersten systematischen Untersuchungen über die Triebbildung ist bekannt, daß bei den meisten heimischen Waldbäumen neben der obligatorischen regulären Jahrestriebbildung aus einmal überwinterten Knospen zwei weitere fakultative Triebformen auftreten können. Syllepsis und Prolepsis beschreibt dabei nach der von SPATH (1912) festgelegten und von ROLOFF (1986) modifizierten Definition die kontinuierliche bzw. diskontinuierliche Entwicklung lateraler Verzweigungen aus der sich streckenden Mutterachse (vorzeitige Triebbildung). Proventivtriebe (GRUBER 1987a,b) entstehen im Gegensatz dazu durch den verspäteten Austrieb schlafender Knospen (nachzeitige Triebbildung).

Das Anliegen der vorliegenden Arbeit war es, diese grundlegenden Vorgänge an jungen Pflanzen morphologisch zu be-

schreiben. Entsprechende Untersuchungen an Fichten und Lärchen sollten Aussagen über die inner- und zwischenartliche Variabilität der betrachteten Merkmale ermöglichen. Darüberhinaus sollte die Bedeutung mehrerer Umweltfaktoren - unter besonderer Berücksichtigung der neuartigen Waldschäden - für das Verzweigungsverhalten der beiden Baumarten geprüft werden.

Die über mehrere Jahre durchgeführten morphologischen Aufnahmen zeigten, daß vorzeitige proleptische Triebe bei beiden Baumarten nur vereinzelt ausgebildet wurden. Sie scheinen unter den gegebenen Umständen keine Bedeutung für den Kronenaufbau zu haben.

Ähnliche Verhältnisse bestehen auch bei der nachzeitigen Triebbildung. Derart entstandene Triebe traten zwar an allen Probestäumen bei Fichte und Lärche auf, insgesamt haben sie jedoch wegen der geringen Zahl sowie ihres zu meist schon nach zwei Jahren eingestellten Längenwachstums keinen wesentlichen Anteil an der Kronenarchitektur der untersuchten Jungpflanzen.

KRUG und SCHILL (1984) berichten von gleichen Ergebnissen bei 20-25jährigen Fichten aus dem FoA Bodenmais. Sie fanden einen maximalen Nadelmassenanteil der Proventivtriebe von 8% an der Gesamtnadelmasse. Im Gegensatz dazu sind nach Untersuchungen von KRAMPOL (1983), GRUBER (1987b) und LIEDEKER et al. (1988) bei Altlichten bis über 90% aller Triebe proventiven Ursprungs. GRUBER (1987b) wertet diese Ergebnis als Regenerationsprozeß der Krone. Offensichtlich scheinen junge Fichten bei ungestörten Wachstumsverhältnissen kaum auf die Organreserve der schlafenden Knospen zurückzugreifen. Treten jedoch Schädigungen des Assimilationsapparates durch Insektenfraß (BÖSGEN und MÖNCH 1927) oder bei vorzeitigen Nadelverlusten durch Waldsterbensschäden (KRUG und SCHILL 1984) auf, so nimmt auch bei Junglichten die Zahl der Proventivtriebe zu.

Die von HARTIG (1840) beschriebene proventive Triebbil-

dung bei Lärche war am untersuchten Material nicht zu beobachten. Nachzeitige Langtriebe entstanden bei dieser Baumart nur aus durchtreibenden Kurztriebknospen. Dieser bereits von KIRCHNER (1908) erwähnte Sonderfall nachzeitiger Triebbildung blieb im Verhältnis zu sylleptischer und regulärer Triebbildung unbedeutend. GOEBEL (1933) vermutete einen Zusammenhang zwischen der Wuchsleistung und der Zahl durchtreibender Kurztriebknospen. Eine derartige Korrelation konnte jedoch nicht nachgewiesen werden.

Im Unterschied zur vorzeitigen proleptischen trat vorzeitige sylleptische Triebbildung bei beiden Baumarten häufig auf. Syllepsis ist dabei ein stets kontinuierlich verlaufender Prozeß. Insbesondere an einjährigen Terminaltrieben sind i.d.R. mehrere Übergangsformen von schwacher sylleptischer Triebbildung mit wenigen zusätzlich gebildeten Nadeln und ohne erkennbare Triebstreckung bis hin zu mehreren Dezimeter langen Trieben zu beobachten.

An den untersuchten Fichten blieb Syllepsis in allen Fällen auf die Terminaltriebachse beschränkt. Wurden nur wenige sylleptische Triebe gebildet, so waren sie am obersten Triebfünftel inseriert. Mit zunehmender Zahl trat auch an tiefergelegenen Terminaltriebabschnitten Syllepsis auf. Im Unterschied zu GRUBER (1987a), der von einer gleichmäßigen Abnahme der Zahl sylleptischer Triebe zur Triebbasis hin berichtet, waren hier am subapikalen Terminaltriebabschnitt deutlich weniger sylleptische Triebe gebildet worden, als am nächst tiefer gelegenen Abschnitt. Sylleptische Triebe sind in ihrem Längenwachstum akroton gefördert. Die Längenabnahme am subapikalen Terminaltriebabschnitt ist vermutlich durch die generell zum Ende der Wachstumsperiode verlangsamte Triebstreckung dieser zuletzt entstandenen sylleptischen Triebe erklärbar.

Demgegenüber zeigt Syllepsis bei Lärche völlig andere

Verteilungs- und Entwicklungsmuster. Sie blieb nicht auf den Terminaltrieb beschränkt, sondern trat häufig und regelmäßig auch an einjährigen Lateraltrieben 1.Ordnung auf. Bei einer geringen Zahl sylleptischer Triebe waren diese stets an der unteren Terminaltriebhälfte inseriert. Nahm ihre Zahl zu, so schritt die sylleptische Triebbildung akropetal voran. Weiterhin war das Längenwachstum basiton gefördert. ROLOFF (1986) deutet ähnliche Verhältnisse bei Buche als mangelnde Apikaldominanz.

Da durch Syllepsis offensichtlich die Austriebshemmung der Terminalknospe auf die Seitenknospen verloren geht, ist anzunehmen, daß dieser Vorgang der vorzeitigen Triebbildung mit Veränderungen der komplexen hormonellen Steuerungsmechanismen gekoppelt ist.

Auf Grund der geschilderten morphologischen Unterschiede muß die Bedeutung der Syllepsis für den Kronenaufbau im Vergleich zwischen Fichten und Lärchen verschieden bewertet werden. Während Syllepsis bei Fichte die rein zeitliche Vorwegnahme der Triebbildung darstellt, führt sie bei Lärche zu einer deutlichen Bereicherung des Verzweigungssystems. Diese Folgerung wird auch durch die Untersuchungen über das weitere Längenwachstum von sylleptischen Trieben untermauert. Die bei Lärche i.d.R. in der unteren Triebhälfte inserierten Triebe sylleptischen Ursprungs weisen in den Folgejahren größere Jahrestrieblängen auf, als akropetal angrenzende reguläre Triebe. Syllepsis führt bei dieser Baumart somit zu einer anhaltenden Unterbrechung der durch Akrotonie induzierten Trieb-längen- und Vitalitätsabnahme zur Triebbasis hin. Bei Fichte hingegen werden Triebe sylleptischen Ursprungs von subapikal benachbarten regulären Trieben in der Trieb-länge übertroffen. Syllepsis hat hier keinen weiteren Einfluß auf das akrotonie Hierarchiegefälle.

Reguläre Triebe sind im Unterschied zu sylleptischen

obligatorische Teile des Verzweigungssystems. Sie gehen stets aus einmal überwinterten Knospen hervor. Aufbau und Größe des sich im Frühjahr streckenden Embryonaltriebes beeinflussen dabei wesentlich den Verlauf und die Dauer des Jahrestriebwachstums (GRUBER 1987a). Nach MITCHELL (1979) sowie REMPHREY und POWELL (1984) sind in den Lärchen-Knospen zwischen 20% und 50% des Triebes vorgebildet. Der übrige Triebteil geht aus den an der Triebspitze neu entstandenen Bildungsgeweben hervor. In den weit größeren Knospen der Fichte ist der neue Trieb bei rein regulärem Wachstum bereits fertig ausgebildet (WÖHLISCH 1984, GRUBER 1987b).

Wechselwirkungen zwischen dem Aufbau des Embryonaltriebes und dem Einfluß der akrotonen Förderung scheinen die gefundenen baumartspezifischen Unterschiede in der Geschwindigkeit und -dauer des Triebwachstums, sowie in der Größe und Verteilung der Seitenknospen hervorzurufen. Das überwiegend praedeterminierte Streckungswachstum von Fichtentrieben zeigt insgesamt einen S-förmigen Verlauf. Es ist bereits etwa Anfang August abgeschlossen. BÜSGEN und MÜNCH (1927) sowie GRUBER (1987b) fanden bei ihren Untersuchungen den gleichen Verlauf der Längenwachstumskurve. Gekoppelt mit einer starken akrotonen Förderung sind dadurch die Häufung der Lateralknospen im basalen Knospenkranz als auch die basipetale Größenabnahme der Knospen erklärbar. Bei Lärche liegt demgegenüber vorwiegend freies Streckungswachstum vor. Die Wachstumskurve der Trieblänge weist einen steilen Anstieg zu Beginn der Triebstreckung auf. Ab Anfang August ist ein deutlicher Rückgang im Längenzuwachs zu verzeichnen. Dies führt einerseits zu einem Auseinanderrücken der Knospen am basisnächsten Triebabschnitt, zum anderen zu einer deutlichen Knospenhäufung am subapikalen Triebabschnitt. Die Knospengröße zeigt kein gerichtetes Hierarchiegefälle.

Diese isoliert für den Einzeltrieb geschilderten Grundlagen des regulären Knospenaustriebes und der Knospenver-

teilung werden im Gesamtsystem des Baumes bei beiden Baumarten durch akrotonie Förderung modifiziert. Sie führt bei Seitentrieben von Fichte und Lärche zu einer Abnahme der Jahrestrieblänge zur Triebbasis hin. Akrotonie bewirkt bei zunehmendem Astalter weiterhin einen Rückgang der Triebblänge an gleichaltrigen Jahrestrieben. Mit steigender Verzweigungsordnung nimmt unter dem gleichen Einfluß die Zahl der Seitenverzweigungen ab.

Nach HALLE et al. (1978) liegen bei Fichten und Lärchen vergleichbare Architekturmodelle der Krone vor. Die Verteilung der Seitentriebe zeigt im Vergleich der beiden Baumarten jedoch wesentliche Unterschiede. Während bei Fichte i.d.R. alle Knospen mit Ausnahme des basalen Knospenkranzes zu deutlich gestreckten Trieben auswachsen, entstehen bei Lärche nur in der oberen Hälfte des Triebes reguläre Langtriebe. Am proximalen Triebabschnitt werden nur noch Kurztriebe gebildet. GOEBEL (1933) berichtet, daß unter ungünstigen Umweltbedingungen die Langtriebbildung gänzlich unterbleibt. HALLE et al. (1978) vermuten in der Kurztriebbildung generell eine Strategie ökonomischen Triebwachstums. Unter diesem Gesichtspunkt der funktionalen Arbeitsteilung zwischen Langtrieben (Höhenwachstum und Kronenauffächerung) und Kurztrieben (Stoffproduktion) sowie der Möglichkeit je nach herrschenden Wachstumsbedingungen vermehrt die eine oder die andere Triebform auszubilden scheint die Krone der Lärche im Unterschied zu Fichte eine stärker ausgeprägte plastische Reaktionsfähigkeit zu besitzen.

Vorzeitige und reguläre Triebbildung sind bei jungen Fichten und Lärchen Formen des dynamischen Kronenaufbaues. Insbesondere der Einfluß der akrotonen Förderung führt dazu, daß nahe der Triebbasis gelegene Seitentriebe sowie Triebe höherer Verzweigungsordnung und generell photosynthetisch ineffiziente Triebe im Kroneninneren das weitere Längenwachstum einstellen. Wie gezeigt werden konnte, hatten bei beiden Baumarten an den untersuchten Probeästen bereits rund 20% aller regulären Triebe das

Längenwachstum eingestellt. Von besonderer Bedeutung ist dabei, daß unter Berücksichtigung der bei Lärche stets basipetal inserierten Triebe sylleptischen Ursprungs der Anteil der Triebe mit eingestelltem Längenwachstum nur um 5% zunahm. Die bei dieser Baumart durch Syllepsis zusätzlich gebildeten Triebachsen verlieren in den Folgejahren unter dem Einfluß der Akrotonie offensichtlich nur geringfügig an Wuchskraft.

Insgesamt betrachtet liegen bei Fichten und Lärchen deutlich unterschiedliche Verzweigungsstrategien vor. Insbesondere die räumliche Verteilung am Einzeltrieb wie auch im Gesamtbaum weisen bei Lärche auf alternative Reaktionsmöglichkeiten der Verzweigung bei wechselnden Umwelteinflüssen durch Kurz- oder Langtriebbildung, sowie durch die zusätzliche Bildung sylleptischer Triebe hin. Im Gegensatz dazu treiben bei Fichte zumeist alle Knospen zu regulären Langtrieben aus. Exogene Faktoren wirken ausschließlich modifizierend auf die Trieblänge. Syllepsis führt hier nicht zu einer Bereicherung des Verzweigungssystems.

Ausgangspunkt dieser Arbeit waren Beobachtungen über Verbuschungserscheinungen in den Kronen 20-30jähriger Lärchen im FoA Thiergarten. Da im gleichen Forstamt seit mehreren Jahren deutliche Waldsterbensschäden an Altfichten zu beobachten sind, entstand die Frage, ob Einflüsse die bei Altbäumen zu den charakteristischen Symptomen des Waldsterbens führen, bei jungen Bäumen Veränderungen des Verzweigungsverhaltens auslösen können. Vergleichende Erhebungen an 5-10jährigen Probestämmen beider Holzarten zeigte, daß im FoA Kipfenberg, einem vom Waldsterben weniger betroffenen Gebiet, insbesondere junge Lärchen bedeutend weniger sylleptische und reguläre Triebe gebildet hatten. Zur Beantwortung der aufgeworfenen Fragestellung mußte zunächst jedoch eine Analyse und Wichtung der

die Verzweigung beeinflussenden endogenen und exogenen Faktoren erfolgen.

Die grundlegende Bedeutung der herkunftsbedingten Veranlagung für die sylleptische Triebbildung ist seit langem bekannt. In Provenienzversuchen wurde für Fichte (SCHMIDT-VOGT 1965, MOULALIS 1973) und Lärche (BURGER 1944, LEIBUNDGUT und KUNZ 1952) nachgewiesen, daß generell Tieflagenherkünfte, sowie bei Lärche zusätzlich die Herkunft Sudeten stärker zu Syllepsis neigen als Hochlagenherkünfte bzw. Lärchen aus dem übrigen Verbreitungsgebiet.

Da sich an den Probelärchen in Kipfenberg und Thiergarten deutliche Unterschiede in der Häufigkeit sylleptischer Triebe zeigten, wurden zur Beurteilung der Herkunftsfrage gaschromatographische Untersuchungen der Monoterpenfraktion durchgeführt. Die gefundenen Monoterpenzusammensetzungen weisen eindeutig darauf hin, daß in beiden Forstämtern Alpenlärchen angebaut wurden (LANG mündl. Mitteilung). Die angewandte Methode ließ jedoch keine Rückschlüsse auf die Höhenlage des Herkunftsortes zu. Nach den Ergebnissen von BURGER (1944) sprechen die hohen Prozentanteile von Lärchen mit Syllepsis trotz der gefundenen standörtlichen Unterschiede jedoch in beiden Fällen für Tieflagenherkünfte.

Die geringfügig höheren Werte der Syllepsishäufigkeit bei Fichten in Thiergarten liegen im Bereich der herkunfts-spezifischen Varianz (MONCHAUX 1984) und weisen damit ebenfalls auf eine enge Verwandtschaft der Probebäume an beiden Standorten hin.

Da nach BURGER (1944) bei Lärche erst bei Hochlagenherkünften über 1500m ü. N.N., sowie nach SCHMIDT-VOGT (1977) bei Fichten aus dem skandinavischen Verbreitungsgebiet eine massive Abnahme der Neigung zu Syllepsis eintritt erschien die genetische Vergleichbarkeit zwischen dem Versuchsmaterial aus Kipfenberg und Thiergarten

gewährleistet.

Unter der Voraussetzung, daß in jedem der beiden Forstämtern und bei beiden Holzarten hinsichtlich der Herkunft einheitliches Pflanzenmaterial verwendet wurde, konnten bei beiden Baumarten deutliche individuelle Unterschiede in der Zahl sylleptischer Triebe festgestellt werden. Dabei hatten Einzelindividuen trotz überdurchschnittlicher Höhenzuwächse im gesamten Beobachtungszeitraum in keinem Jahr sylleptische Triebe gebildet.

Im Unterschied zu LEIBUNDGUT und KUNZ (1952) sowie SCHMIDT-VOGT (1977) ist hieraus zu folgern, daß Syllepsis nicht eine Funktion der individuellen und herkunftsbedingten Höhenwuchsleistung ist. Vielmehr scheint primär die individuelle Veranlagung über das Vermögen zur sylleptischen Triebbildung zu entscheiden. Ist diese Veranlagung vorhanden, so nimmt mit steigender Trieblänge die Zahl sylleptischer Triebe zu (s.u.).

Seit den ersten systematischen Untersuchungen über die vorzeitige Triebbildung wurde von vielen Autoren die Abhängigkeit der Syllepsis vom Baumalter betont (SPÄT 1912, SCHMIDT-VOGT 1977, REMPHREY und POWELL 1985, ROLOFF 1986, GRUBER 1987a,b). Genauere Angaben lagen bislang jedoch nicht vor.

Bei beiden Baumarten aus dem FoA Kipfenberg ging die Zahl der Probestämme mit deutlich gestreckten sylleptischen Trieben mit zunehmendem Alter zurück. Dennoch gab es artspezifische Unterschiede. Während bei Fichte ausgehend von rund 15% der Bäume mit Syllepsis im Alter 5 alle 5 weiteren Jahre der Anteil um etwa die Hälfte zurückging, wiesen im Alter 40 noch rund 50% der Lärchen sylleptische Triebe auf. Vermutlich ist die Ursache für diese artspezifischen Unterschiede wiederum in der abweichenden funktionalen Bedeutung der Syllepsis zu suchen. Auch ältere Lärchen greifen offensichtlich noch in hohem Maß auf die sylleptische Triebbildung zur Bereicherung ihres

Verzweigungssystemes zurück. Im Gegensatz dazu kommt die Syllepsis bei über 30jährigen Fichten zum Erliegen. GRUBER (1987b) nimmt für diese Altersabhängigkeit generell sich verschlechternde Wachstumsbedingungen an.

Bei dieser Interpretation wird jedoch die vom gleichen Autor gefundene Korrelation zwischen zunehmender Terminaltrieblänge und steigender Zahl sylleptischer Triebe nicht konsequent berücksichtigt. Nach der Ertragstafel von WIEDEMANN (mäßige Durchforstung) erreichen Fichten, je nach Bonität im Alter 25-35 den höchsten laufenden Höhenzuwachs. Das Fehlen sylleptischer Triebe ab dem Alter 30 kann somit in erster Linie kaum durch schlechtere Wuchsverhältnisse erklärt werden. Vielmehr ist anzunehmen, daß altersabhängige, hormonell gesteuerte Veränderungen zum Verlust der Fähigkeit zur sylleptischen Triebbildung führen. Die kontinuierliche Abnahme des Prozentanteils von Lärchen mit Syllepsis ab dem Alter 10 läßt bei dieser Baumart ähnliche Zusammenhänge vermuten. Da in beiden Forstämtern bei beiden Baumarten jeweils gleichaltrige Probestämme untersucht wurden, scheidet das Alter als Ursache für die standörtlichen Unterschiede in der Häufigkeit sylleptischer und regulärer Triebe aus.

Im weiteren wurden daher exogen wirksame Faktoren biotischer und abiotischer Art hinsichtlich ihres Einflusses auf das Verzweigungsverhalten untersucht.

Abgesehen von standortspezifischen Unterschieden in den Mg-, Ca-, K-, Al- und Mn-Gehalten in den Nadeln, die wahrscheinlich durch die jeweiligen geologischen Bedingungen bzw. durch die Reaktion des Substrates verursacht sind, wiesen Fichten und Lärchen in Thiergarten höhere, statistisch jedoch nicht abgesicherte N-Gehalte auf als in Kipfenberg.

Um generell zu überprüfen welchen Einfluß ein gesteigertes N-Angebot auf die Triebbildung hat und um abschätzen

zu können, welche Bedeutung dabei den unterschiedlichen N-Gehalten in den Nadeln der Probestämme beizumessen ist, wurden Düngungsversuche mit Kalkammonsalpeter durchgeführt.

Topf- und Bestandsdüngungen zeigten dabei deutlich gleichsinnige Ergebnisse. Die Applikation von Kalkammonsalpeter führte bei beiden Baumarten zu einem Anstieg der Zahl sylleptischer Triebe. Der von SPÄT (1912) und GRUBER (1987a) vermutete Zusammenhang zwischen dem Ernährungszustand und der sylleptischen Triebbildung konnte somit in dieser Arbeit für ein verbessertes N-Angebot nachgewiesen werden.

Pflanzen aus den Düngervarianten mit der durchschnittlich höchsten Zahl sylleptischer Triebe wiesen gleichzeitig auch die durchschnittlich längsten Höhentriebe auf. Der Rückgang der Terminaltrieblänge sowie der Syllepsis bei höheren Düngergaben kann jedoch nicht allein als vitalitätsmindernder Überdüngungseffekt gewertet werden. Vielmehr war hier eine überdurchschnittliche Längenzunahme von Lateraltrieben und sylleptischen Trieben zu beobachten. Diese Ergebnisse deuten auf einen entscheidenden Einfluß des Stickstoffes auf die hormonell gesteuerten Hierarchieverhältnisse im Sinn einer Abschwächung der Apikaldominanz bei gesteigertem N-Angebot hin.

Ferner wiesen die Bestandsdüngungsversuche vor allem bei Fichte nach, daß Stickstoffdüngung nur im Rahmen der genetischen Veranlagung zu einem Anstieg der Syllepsis führt. Während die Zahl der Bäume mit sylleptischen Trieben von der Kontrolle zur schwächsten Düngervariante stark anstieg, war bis zur stärksten Variante nur noch eine schwache Zunahme zu verzeichnen. Trotz der hohen Düngermenge von 400kg/ha wiesen hier zwei Drittel der Fichten keine deutlich gestreckten sylleptischen Triebe auf.

Die bei gedüngten und ungedüngten Bestandesfichten und -

lärchen durchgeführten Nährelementanalysen der Nadeln zeigten trotz der bereits guten N-Versorgung einen deutlichen Anstieg der N-Gehalte durch die Kalkammonsalpeter-Gaben. Dabei war bei Lärche eine stärkere Zunahme der N-Gehalte als bei Fichte zu verzeichnen. JUNG und RIEHLE (1966) berichten in anderem Zusammenhang von einer wesentlich größeren N-Ausnutzung der Lärche gegenüber anderen Baumarten nach Stickstoffdüngung. Unter diesem Gesichtspunkt ist zu vermuten, daß die weit höhere Zahl regulärer und sylleptischer Triebe bei ungedüngten Lärchen in Thiergarten gegenüber Kipfenberg zum Teil, jedoch nicht im vollen Umfang, auf die bessere N-Versorgung an diesem Standort zurückzuführen ist.

Wie sich in den Düngungsversuchen bereits abzeichnete und wie von GRUBER (1987b) für Fichte sowie von REMPHREY und POWELL (1984) für *Larix laricina* (Du Roi) nachgewiesen wurde, steigt mit zunehmender Triebblänge die Zahl der sylleptischen Triebe an. Gleiche Korrelationen konnten an den Probelärchen (*Larix decidua* (Mill.)) für die Wachstumsparameter Radialzuwachs, Terminaltrieblänge und Nadelgewicht auf beiden Standorten nachgewiesen werden. Die durchschnittliche Terminaltrieblänge sowie der durchschnittliche Radialzuwachs lagen dabei in Thiergarten etwa doppelt so hoch wie in Kipfenberg.

Berücksichtigt man weiterhin, daß Individuen mit sylleptischen Trieben bei beiden Baumarten signifikant höhere Stickstoff-Gehalte in den Nadeln aufwiesen als Individuen ohne sylleptische Triebe, so muß Syllepsis im Rahmen der jeweiligen N-Versorgung generell als Maß für die individuelle und standörtliche Wachstumsleistung gewertet werden.

Nach der errechneten Korrelation zwischen ansteigendem Radialzuwachs und der Zunahme der Zahl regulärer Jahrestriebe sind bei der regulären Triebbildung ähnliche Verhältnisse anzunehmen.

Da zwar die Nährelementanalysen auf eine etwas bessere Stickstoffversorgung in Thiergarten hinweisen, die sylleptische und reguläre Triebbildung sowie der Radial- und Höhenzuwachs in Kipfenberg gleichzeitig teilweise um mehr als die Hälfte geringer ist, müssen weitere Faktoren wirksam sein, die diese standörtlichen Unterschiede bewirken.

KNOCH (1952) betont, daß neben den jeweiligen witterungsunabhängigen Standortverhältnissen besonders die Lufttemperatur und der Niederschlag des Einzeljahres von entscheidender Bedeutung für das Pflanzenwachstum sind. Zur Charakterisierung dieser wachstumswirksamen Witterungswerte führte der den mittleren Trockenheitsindex für die Vegetationsperiode (MTI) ein. Die für den Untersuchungszeitraum für Kipfenberg und Thiergarten berechneten MTI-Werte wiesen keinen Zusammenhang zwischen der sylleptischen Triebbildung und der Witterung des entsprechenden Jahres nach. Bezogen auf den Einzelstandort lagen die MTI-Werte für Kipfenberg stets geringfügig höher als in Thiergarten. Die herrschenden Niederschlags- und Temperaturverhältnisse können somit nicht als Erklärung für das unterschiedliche Verzweigungs- und Zuwachsverhalten auf den beiden Standorten herangezogen werden.

Neben der witterungsabhängigen Niederschlagsmenge ist gleichzeitig die Speicherkapazität des Bodens für pflanzenverfügbares Wasser entscheidend für die Wachstumsbedingungen. Zwar wurden an den beiden Standorten keine Untersuchungen über die einzelnen Parameter des Bodenwasserhaushaltes durchgeführt, die forstamtseigenen Unterlagen lassen jedoch Rückschlüsse auf die jeweils herrschenden Verhältnisse zu. Der von der Bodenart mäßig trockene Lehm mit hohem Skelettanteil und einer Gründigkeit von 2-3dm in Kipfenberg läßt gegenüber dem Standort Thiergarten mit tiefgründigem, frischem Lehm deutliche Unterschiede in der Speicherkapazität des jeweiligen

Böden annehmen. Wird weiterhin berücksichtigt, daß die Lärche hohe Ansprüche an die Bodenfrische stellt (DENGLER 1930, SCHÖTT et al. 1984), so muß angenommen werden, daß dieser Faktor wesentlich zu der deutlich geringeren regulären und sylleptischen Verzweigung in Kipfenberg beigetragen hat.

Die bisher betrachteten endogenen und exogenen Einflüsse zeigen insgesamt in ihrer Bedeutung für die sylleptische und reguläre Triebbildung ein deutlich gestaffeltes Faktorengefüge.

Die genetische Veranlagung entscheidet primär über die Fähigkeit sylleptische Triebe ausbilden zu können. Nachgeordnet führt offensichtlich die ontogenetische Entwicklung zum Rückgang dieser Triebform. Syllepsis ist jedoch weiterhin bei jungen, genetisch disponierten Pflanzen nur unter günstigen Standortverhältnissen deutlich ausgeprägt. Ungünstige Element- (vor allem bei Stickstoff) und Wasserversorgung führen zum Zuwachsrückgang und parallel dazu zur Abnahme sylleptischer Triebe. Biotische Schäden können, wie am Beispiel des Lärchenblasenfußbefalls nachgewiesen, diese Gefüge überlagern und zum vermehrten Austrieb sylleptischer Triebe führen. MÖNCH (1939) berichtet von ähnlichen Ergebnissen nach Frostschäden bei Lärche. Aus den vorliegenden Untersuchungen können für die reguläre Verzweigung vergleichbare Verhältnisse angenommen werden.

Sekundäre abiotische Faktoren im Sinn von Waldsterbenseinflüssen auf die Triebbildung wurden bislang nicht berücksichtigt. Im Rahmen der Diskussion über neuartige Waldschäden waren häufig morphologische Kronenveränderungen als Krankheitssymptom angeführt worden.

KRAMPOL (1983), KRUG und SCHILL (1984) sowie LIEDEKER et al. (1988) wiesen einen Zusammenhang zwischen zunehmender Schädigung und steigender Zahl von Proventivtrieben (syn. Ersatz-, Not-, Angsttriebe) bei Jung- und Altfichten

nach. BARTELS (1986) und GRUBER (1987) fanden, daß Terminaltriebverkrümmungen und Syllepsis eng mit individueller, hoher Wuchskraft korreliert sind und schlossen daher Einflüsse des Waldsterbens für das Auftreten derartiger Merkmale aus. Werden bei der Frage nach der Ursache für die derzeitige Schadsituation bei Waldbäumen auch Erklärungsansätze wie die N-Input Hypothese berücksichtigt (NIHLGARD 1985, MOHR 1986, MOOSMAYER 1986), so sind a priori kontinuierlich vitalitätsmindernde Einflüsse nicht vorauszusetzen.

Zur Beurteilung der Fragestellung inwiefern Syllepsis unter diesen Annahmen als zeitlich vorgelagertes Symptom für neuartige Waldschäden gewertet werden kann, wurden im FoA Sauerlach Freilandhebungen an Jungfichten, die in der Nachbarschaft unterschiedlich stark geschädigter Fichtenaltbestände stockten, durchgeführt. Es zeigte sich, daß mit zunehmender Schädigung der Altfichten der Anteil der Jungfichten, mit sylleptischen Trieben zurückging. Offensichtlich scheinen an diesem Standort Einflüsse, die bei Altbäumen zu den bekannten Schadbildern führen, bei jungen Fichten auf Grund der geschilderten Zusammenhänge ebenfalls eine Vitalitätsabnahme und damit einen Rückgang der sylleptischen Triebbildung auszulösen.

Andererseits kann für die Standorte Thiergarten und Kipfenberg, trotz der angeführten Standortunterschiede, eine fördernde Wirkung von Waldsterbenseinflüssen bei Altbäumen auf die Syllepsis bei jungen Fichten und Lärchen nicht völlig ausgeschlossen werden. Am Leitelement Schwefel gemessen, liegen in Thiergarten deutlich höhere Immissionsbelastungen vor als in Kipfenberg. Weiterhin konnte in den Düngungsversuchen nachgewiesen werden, daß Stickstoffgaben zu einer Abschwächung der Apikaldominanz führen. SCHÖTT et al. (1983) und HOQUE (1984, 1985) fanden weiterhin erhebliche Verschiebungen des Hormonhaushaltes

bei erkrankten Fichten. Unter diesen Gesichtspunkten erscheint es durchaus denkbar, daß etwa vermehrter N-Eintrag zunächst zu Zuwachsbedingten und hormonell gesteuerten Veränderungen im Verzweigungsmodus führt.

Im FoA Bodenmais wurde an ca. 20jährigen Fichten die Bedeutung des individuellen Schadensgrades für die reguläre Verzweigung untersucht. Deutlich geschädigte Individuen wiesen im Mittel 45% weniger reguläre Jahrestriebe auf als weitgehend symptomfreie Probestämme. Parallel dazu lag der Radialzuwachs der letzten fünf Jahre, wie auch von KASBERGER (1982) und RÖHLE (1985) beschrieben, bei geschädigten Fichten deutlich niedriger. Offensichtlich kann daher die Intensität der regulären Triebbildung bei Jungfichten, zumindest an diesem Standort, als Vitalitätsparameter herangezogen werden. Auf Grund gleichzeitig auftretender hoher Nadelverluste ist anzunehmen, daß die Nadelmassenunterschiede zwischen weitgehend symptomfreien und deutlich geschädigten Jungfichten weit höher sind, als sie von den herkömmlichen Schadklassifizierungen (KENNEL und GAMPE 1983) erfaßt werden.

Abschließend bleibt festzuhalten, daß Fichten und Lärchen deutlich abweichende Verzweigungsstrategien aufweisen. Syllepsis ist bei Lärche ein wichtiger Prozeß der Kronenauffächerung. Die Möglichkeit je nach herrschenden Umweltbedingungen vermehrt Kurz- oder Langtriebe zu bilden unterstreicht die plastischere Reaktionsfähigkeit dieser Baumart. Bei Fichte tragen sylleptische Triebe i.d.R. nicht zur Bereicherung des Verzweigungssystems bei. Reguläre und sylleptische Triebbildung sind bei beiden Holzarten durch ein komplexes, in ihrer Bedeutung deutlich gestaffeltes Faktorengefüge beeinflusst. Die genetische Veranlagung sowie die jeweiligen Standortverhältnisse wirken modifizierend auf die Häufigkeit dieser Triebformen. Durch Waldsterbenseinflüsse bedingte Abweichungen im Verzweigungsverhalten durch Veränderungen des Hormonhaushaltes sowie der Nährelementversorgung können nicht ausgeschlossen werden.

5. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war, die grundlegenden morphologischen Vorgänge der Triebbildung bei jungen Fichten und Lärchen zu beschreiben. Freilanderhebungen sollten zusätzlich die individuelle und standortsabhängige Streubreite der betrachteten Triebformen quantifizierbar machen. Weiterhin wurden endogene und exogene Faktoren in ihrer Bedeutung für das Verzweigungsverhalten untersucht.

Im Einzelnen wurden folgende Ergebnisse abgeleitet:

1. Für den Kronenaufbau stehen jungen Fichten und Lärchen die Verzweigungsformen der vorzeitigen, regulären und nachzeitigen Triebbildung zur Verfügung.
- 1.1. Vorzeitig proleptische und nachzeitig entstandene Triebe traten bei beiden Baumarten nur vereinzelt auf. Ihre Bedeutung für die Kronenarchitektur ist gering.
- 1.2. Vorzeitige sylleptische Triebbildung war bei Fichten und Lärchen häufig. Sylleptische Triebe sind bei Fichte akroton, bei Lärche basiton gefördert. Insbesondere die hohe Syllepsishäufigkeit sowie die räumliche Anordnung sylleptischer Triebe führen bei Lärche zu einer deutlichen Bereicherung des Verzweigungssystems. Im Gegensatz dazu führt Syllepsis bei Fichte nicht zu einer Zunahme der Verzweigungsintensität.
- 1.3. Reguläre Triebe sind bei beiden Baumarten akroton gefördert. Funktional betrachtet scheint die Lärche durch die Möglichkeit je nach herrschenden Umweltbedingungen vermehrt Kurz- oder Langtriebe auszubilden eine höhere plastische Reaktionsfähigkeit zu besitzen.
- 1.4. Bei beiden Arten wurde ein hoher Prozentsatz von Trieben mit eingestelltem Längenwachstum festgestellt.

2. Endogene und exogene Einflüsse sind in ihrer Bedeutung für das Verzweigungsverhalten unterschiedlich zu beurteilen.
- 2.1. Primär entscheidet bei beiden Baumarten die individuelle und herkunftsbedingte genetische Veranlagung über die Fähigkeit sylleptische Triebe auszubilden.
- 2.2. Die ontogenetische Entwicklung führt bei Fichten und Lärchen zum Rückgang der Sylleptis.
- 2.3. Düngungsversuche mit Kalkammonsalpeter wiesen einen deutlich fördernden Effekt auf die sylleptische Triebbildung durch das gesteigerte N-Angebot nach.
- 2.4. Auf den Untersuchungsstandorten Kipfenberg und Thiergarten hatten die im Beobachtungszeitraum herrschenden Witterungsverhältnisse ausgedrückt im mittleren Trockenheitsindex während der Vegetationsperiode keinen Einfluß auf die sylleptische Triebbildung.
- 2.5. Die Zunahme der sylleptischen Triebbildung ist deutlich mit ansteigendem Radialzuwachs, Nadelgewicht und Terminaltrieblänge korreliert.
- 2.6. Wie am Beispiel des Lärchenblasenfußbefalls nachgewiesen, können auch biotische Schäden zu einer Zunahme sylleptischer Triebe führen.
- 2.7. Die Intensität der sylleptischen und regulären Triebbildung zeigte insbesondere bei Lärche zwischen Kipfenberg und Thiergarten deutliche Unterschiede. Vor allem scheinen die jeweiligen Standortverhältnisse in Bezug auf die Wasser- und Stickstoff-Versorgung diese Abweichungen im Verzweigungsmodus ausgelöst zu haben. Waldsterbenseinflüsse können hierbei jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden.
- 2.8. Wie auf den Probeständen im FoA Sauerlach nachgewiesen wurde, nimmt mit zunehmendem Schädigungsgrad von Altbeständen bei benachbarten Jungfichten die Zahl von Bäumen ab, die sylleptische Triebe aufweisen. Deutlich geschädigte Jungfichten aus dem FoA

Bodenmais zeigten gegenüber weitgehend symptomfreien Probestäumen einen massiven Rückgang bei der regulären Triebbildung.

Die funktionale und ökologische Bedeutung der einzelnen Austriebs- und Verzweigungsformen wird diskutiert.

6. Literaturverzeichnis

- ANONYMUS (1981) : Hilfstafeln für die Forsteinrichtung. Herausgeg. von : Bayer. Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten; Ministerialforstabteilung
- ALCUBILLA, M.; AUFSESS, H. von; REHFUESS, K.E.; (1976) : Stickstoffdüngungsversuche in einer Fichtenwuchstockung (*Picea abies* Karst.) auf devastierter Kalkmergel-Rendzina: Wirkungen auf die Nährelementgehalte der Fichtengewebe und den Höhenzuwachs. Forstwiss. Centralblatt 95 Jg.; S. 306-323
- ARNDT, U.; OBERLÄNDER, W.; KÖNIG, E.; (1983) : Auftreten und Wirkung gasförmiger Luftverunreinigungen in Waldgebieten Baden-Württembergs. VDI-Berichte Nr. 500, S. 249-255
- BOSCH, C.; PFANNKUCH, E.; REHFUESS, K.E.; RUNKEL, K.H.; SCHRAMEL, P.; SENSER M. (1986) : Einfluß einer Düngung mit Magnesium und Calcium, von Ozon und saurem Nebel auf Frosthärte, Ernährungszustand und Biomasseproduktion junger Fichten (*Picea abies* L. Karst.). Forstwiss. Centralblatt Nr.105 S. 218-230
- BARTELS, H. (1986) : Morphologische Kriterien der neuartigen Waldschäden. Beiträge zum IMA Querschnittsseminar vom 2.-4.Dez. 1985 in der Kernforschungsanlage Jülich, S.318-321
- BURGER, H. (1944) : Johannistriebe der Lärche. Zeitschr. für das ges. Forstwesen, 76./70. Jg., 1./6. Heft, S. 10-13
- BÖSGEN, M.; MÖNCH, E. (1927) : Bau und Leben unserer Waldbäume. Verlag G. Fischer, Jena
- BURT, H. (1899) : Über den Habitus der Coniferen. Dissertation an der naturwissenschaftl. Fakultät der Eberhard-Karls-Universität Tübingen; 86 S.
- DENGLER, A. (1930) : Waldbau. Verlag J. Springer, Berlin
- DIXON, W.J. (1985) : BMDP Statistical Software. Univ. of California Press; Berkeley, Los Angeles, London
- FIEDLER, H.J.; NEBE, W.; HOFFMANN, F. (1973): Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. G. Fischer Verlag, Stuttgart
- FIEDLER, H.J.; MÖLLER W. (1973) : Gewicht und Nährstoffgehalt eines Fichtenaltbestandes auf Thüringer Buntsandstein in Abhängigkeit von Nadelalter und Kronenposition. Beiträge für die Forstwissenschaft 7; S. 122-137

- FINK, F. (1980) : Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelhölzern. Freiburg i.Br.; Dissertation an der Forstwiss. Fakultät der Albert-Ludwigs-Univ.
- GOEBEL, K. (1933) : Organographie der Pflanzen 3.Teil, Samenpflanzen. 3.Aufl.; G.F. Verlag Jena
- GRUBER, F. (1984) : Morphologische und anatomische Untersuchungen an Terminaltrieben geschädigter und ungeschädigter Fichten (Zwischenergebnis). Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben; Bd.3 S. 27-53
- GRUBER, F. (1987) : Beiträge zum morphogenetischen Zyklus der Knospe zur Phyllotaxis und zum Triebwachstum der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) auf unterschiedlichen Standorten. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben; Reihe A, Bd. 25, 215 S.
- GRUBER, F. (1987) : Das Verzweigungssystem und der Nadelfall der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) als Grundlage zur Beurteilung von Waldschäden. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben; Reihe A, Bd. 26, 214 S.
- HALLE, F.; OLDEMANN, R.A.A.; TOMLINSON, P.B. (1978) : Tropical trees and forests. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York
- HARTIG, T. (1840): Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. A. Förstner Verlag Berlin
- HOQUE, E. (1984) : Norway spruce die-back: isolation, biological activity, measurement of concentration of p-hydroxy acetophenone and its O-glucoside (Picein by gas chromatography. Europ. Journal of Forest Pathology, Vol. 14, S.377-382
- HOQUE, E. (1985) : Norway spruce die-back: occurrence, isolation and biological activity of p-hydroxy acetophenone and p-hydroxy acetophenone-o-glucoside and their possible roles during stress phenomena Europ. Journal of Forest Pathology, Vol. 15, S. 129-145
- JUNG, J.; RIEHLE, G. (1966) : Mehrjährige Düngungsversuche mit Forstpflanzen in Gefäßen. Forstwiss. Centralblatt, 85. Jg., S. 107-120
- KASBERGER, G. (1982) : Schaftbau, Wachstumsgang und Kronenstrukturmerkmale wuchsgeschädigter Fichten im FoA Bodenmais: Diplomarbeit am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, München

- KENNEL, E. ; GAMPE, S. (1983) : Die Bayerische Waldschadensinventur 1983. Information 4/83. Bayerische Staatsforstverwaltung, Sonderheft Waldsterben S. 10-22
- KIRCHNER, O. (1908) : Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Verlagsbuchhandlung E. Ulmer; Stuttgart
- KNOCH, K. (1952) : Klima-Atlas von Bayern. Deutscher Wetterdienst in der US-Zone; Zentralamt Bad Kissingen
- KRAMPOL, P. (1983) : Nottriebe - ein Symptom des Fichtensterbens. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Forstbotanik, München
- KRAPFENBAUER, A. (1987) : Merkmale der Eichenerkrankung - und Hypothesen zur Ursache. Österr. Forstzeitung; Nr.3, S. 42- 46
- KREUTZER, K. (1967) : Ernährungszustand und Volumenzuwachs von Kiefernbeständen neuer Düngungsversuche in Bayern. Forstwiss. Centralblatt, 86.Jg., S. 28-53
- KRIVAN, V.; SCHALDACH, G. (1986) : Untersuchungen zur Probenahme und -vorbehandlung von Baumnadeln zur Elementanalyse. Fresenius Zeitschr. für analyt. Chemie, Nu. 324, S. 158-167
- KRUG, E.; SCHILL, H. (1984) : Angsttriebbildung bei jungen Fichten. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Forstbotanik, München
- LANG, K.J. (1976) : Unterschiede in der Monoterpenzusammensetzung des Harzes einjähriger Lärchenzweige. Forstw. Centralblatt; Nu. 95 S. 142-147
- LANG, K.J. (1987) : Die quantitative Verteilung der Monoterpene in verschiedenen Teilen einer 19jährigen Lärche (*Larix decidua* Mill.). Pyton; Vol.27, S.283-298
- LEIBUNDGUT, K.; KUNZ, E. (1952) : Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft; 1. Anbauversuche. Mitteilungen der Schweizer. Anstalt für das Forstl. Versuchswesen Nr.28, S. 409-493
- LIEDEKER, H.; SCHÖTT, P.; KLEIN, R.M. (1988) : Symptoms of forest decline (Waldsterben) on Norway and red spruce. European Journal of Forest Pathology, Vol. 18(1); S. 13-25
- MAIER, G. (1985) : Untersuchung über die Walderkrankung im Deisenhofener, Höhenkirchener und Hofoldingener Forst. Bericht der Bay. Forstl. Versuchs- und Forschungsanstalt, 83 S.

- MARCET, P. (1985) : Anmerkungen und Richtigstellungen zum "Baumsterben". Schweizer. Zeitschr. Forstwesen; Nu. 136, S.217-223
- MITCHELL, A. (1979) : Die Wald- und Parkbäume Europas. Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin
- MOHR, H. (1986) : Die Erforschung der neuartigen Waldschäden. Biologie in unserer Zeit, Vol. 16, Nr. 3, S. 83-89
- MONCHAUX, P. (1984) : De l'interaction clone x environnement chez l'épicéa commun. In: Annales de recherches sylvicoles; AFOCEL Paris; S. 34-42
- MOOSMAYER, H.-U. (1986) : Stand der Forschung über das Waldsterben und Fortschritte seit 1984. Allgem. Forst Zeitschrift, Nr.46, S. 1150-1153
- MOULALIS, D. (1973) : Untersuchungen über das Austreibeverhalten der Baumart Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Bayern und die Züchtung auf Spätfrostresistenz. Forstwiss. Centralblatt, 92.Jg. S. 24-47
- MÜNCH, E. (1939) : Die Ursachen des "Korbwuchses" der Junglärchen. Forstwiss. Centralblatt, 61.Jg., Nu. 1, S. 525-531
- NIHLGARD, B. (1985) : The ammonium hypothesis: an additional explanation to the forest dieback in Europe. Ambio, Vol.14, Nu.1; S. 2-8
- NORUSIS, M.J. (1986) : SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT. SPSS Inc. Chicago, Illinois.
- POLLARD, D.F.; LOGAN K.T. (1976) : Inherent variation in "free" growth in relation to numbers of needles produced by provenances of *Picea mariana*. Aus: Tree physiology and yield improvement. Herausgeber: Cannell, M.G.; Last, F.T.; Academic Press; London und New York; S.245-251
- POSTNER, M. (1963) : Insektenschäden an der Lärche außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes. Forstwiss. Centralblatt 82.Jg., S. 27-33
- POWELL, G.R. (1987) : Syllipsis in *Larix laricina*: analysis of tree leaders with and without sylleptic long shoots. Canadian Journal of Forest Research, Nu. 17, S. 490-498
- PRELL, H. (1942) : Der Lärchenblasenfuß (*Thaeniothrips laricivorus* Krat.) und das Lärchenwipfelsterben. Tharandter Forstl. Jahrbuch, Bd. 93, S. 587-614

- PRINZ, B. (1983) : Gedanken zum Stand der Diskussion über die Ursache der Waldschäden in der Bundesrepublik Deutschland. Forst- und Holzwirt, Nr.38, S.460-468
- REHFUESS, K.E. (1983) : Ersatztriebe an Fichte. Allg. Forstzeitschrift; Nr.41, S.1111
- REHFUESS, K.E. (1986) : Untersuchungsstandort Luchsplatzl. Schäden an Fichte. Waldschäden, Projektträgerschaft für Biologie, Ökologie und Energie der Kernforschungsanlage Jülich
- REMPHREY, W.R.; POWELL, G.R. (1984) : Crown architecture of *Larix laricina* saplings: shoot preformation and neoformation and their relationships to shoot vigour. Canadian Journal of Botany; Vol. 62, Nu. 11, S. 2181-2191
- REMPHREY, W.R.; POWELL, G.R. (1984) : Crown architecture of *Larix laricina* saplings: quantitative analysis and modelling of (nonsylleptic) order 1 branching in relation to development of the main stem. Canadian Journal of Botany; Vol. 62, Nu.9, S. 1904-1915
- REMPHREY, W.R.; POWELL, G.R. (1985) : Crown architecture of *Larix laricina* saplings: sylleptic branching on the main stem. Canadian Journal of Botany; Vol. 63, Nu. 7, S. 1296-1302
- RÖHLE, H. (1985) : Ertragskundliche Aspekte der Walderkrankungen. Forstwiss. Centralblatt, 104.Jg., Nr.3, S. 121-127
- ROHMEDER, E. (1952) : Der jahreszeitliche Verlauf des Höhenwachstums früh- und spätreibender Fichten. Forstw. Centralblatt 71.Jahrg.; S.369-372
- ROHMEDER, E. (1971) : Die Züchtung der Fichte auf frühzeitige und starke Borkenbildung. Forstwiss. Centralblatt Nr. 90, S. 74-87
- ROLOFF, A. (1984) : Morphologie der Verzweigung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) als Grundlage zur Beurteilung von Triebanomalien und Kronenschäden. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben; Bd. 3, S. 1-25
- ROLOFF, A. (1986) : Morphologie der Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen. Diss. Forstwiss. Fachbereich; Universität Göttingen

- ROLOFF, A. (1986) : Morphologische Untersuchungen zum Wachstum und zum Verzweigungssystem der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft; Nr. 76, S. 5-49
- SACHS, L. (1978) : Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- SCHACHT, H. (1853) : Der Baum. Verlag G.W.F. Müller; Berlin
- SCHMIDT-VOGT, H.C. (1964) : Der Johannistriebtest als Hilfsmittel zur Feststellung der Bodenständigkeit von Fichtenbeständen in Hochlagen. In: Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge. BLV Verlagsges., München-Basel-Wien; S. 93-100
- SCHMIDT-VOGT, H.C. (1977) : Die Fichte. Verlag P. Parey; Hamburg und Berlin
- SCHÜTT, P. (1970) : Austriebszeit, Höhenwachstum und Nadel-länge. Selektionsversuche mit nordischen Kiefern. Forstwiss. Centralblatt 89.Jahrg.; H.1, S. 14-20
- SCHÜTT, P. (1981) : Folgt dem Tannensterben ein Fichtensterben?. Holzzentralblatt Nr. 11; 107. Jahrg., S.159-160
- SCHÜTT, P.; BLASCHKE, H.; HOQUE, E.; KOCH, W.; LANG, K.J.; SCHUCK, H.J. (1983) : Erste Ergebnisse einer botanischen Inventur des Fichtensterbens. Forstwiss. Centralblatt, Nr. 102, S. 158-166
- SCHÜTT, P.; BLASCHKE, H.; HOLDENRIEDER, O.; KOCH, W.; LANG, K.J.; SCHUCK, H.J.; STIMM, B.; SUMMERER, H. (1984) : Der Wald stirbt an Sreß. Bertelsmann Verlag, München
- SCHÜTT, P.; COWLING, E. (1985) : Waldsterben, a general decline of forests in central Europe: symptoms, development and possible causes. Plant Disease; Vol.69; Nu.7, S. 548-558
- SCHÜTT, P.; SCHILL, H. (1985) : Austriebs- und Verzweigungsanomalien an Lärchen - ein weiteres Symptom des Waldsterbens ?. Forstw. Centralblatt; Nu. 104, S.326-333
- SCHULZ, H. (1985) : Beobachtungen an Fichtenwipfeln - ein neuartiger Baumschaden ?. Allg. Forstzeitschr.; Nr.41,S. 927-930
- SCHWERDTFEGER, F. (1981) : Waldkrankheiten. Verlag P. Parey Hamburg und Berlin

SPATH, H.L. (1912) : Der Johannistrieb. Verlagsbuchhandlung
P. Parey; Berlin

WÖHLISCH, G. von (1984) : Untersuchungen über das prädeter-
minierte und freie Trieblängenwachstum junger
Fichten (*Picea abies* L.) als Voraussetzung für
einen Frühtest. Dissertation am Fachbereich
Biologie; Hamburg

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen bedanken, die mich während dieser Arbeit mit Rat und Tat unterstützt haben.

Herrn Prof.Dr.P. Schütt danke ich für die Überlassung des Themas, sowie für das Interesse am Fortgang der Arbeit. Herr Dr.K.J. Lang und Herr Dr.H.J. Schuck waren mir immer kritische Ansprechpartner. Für gemeinsam geführte fachliche Diskussionen danke ich Frau Dipl.Fortsw.E. Krug sowie Herrn Dipl.Biol.P. Mack.

Für die Bereitstellung von Versuchsflächen danke ich der Bayerischen Staats-Forstverwaltung und der Fürstlich Thurn und Taxischen Forstverwaltung. Herrn Prof. Dr.W.Quednau und Herrn Priv.Doziert.Dr.E. Prusha danke ich für die Beratung bei der statistischen Datenauswertung. Mein Dank gilt auch Herrn Prof.Dr.K. Kreutzer für seine fachlichen Ratschläge und seine Hilfe bei ernährungskundlichen Versuchen. Bedanken möchte ich mich auch bei Frau R. Vogtman für die Anfertigung der Zeichnungen.

Lebenslauf

Harald Schill	8000 München 40
05. August 1958	geboren in Ingolstadt
1964 - 1969	Besuch der Volksschule in Gaimersheim
1969 - 1978	Besuch des Apian-Gymnasiums in Ingolstadt
1978 - 1979	Wehrdienst
1979 - 1984	Studium der Forstwissenschaften an der Ludwig-Maximilians-Universität München
seit 01.12.1984	Doktorand am Lehrstuhl für Forstbotanik der Universität München

